Literatur

GLOGER, C. L. (1833): Das Abändern der Vögel durch Einfluß des Klimas. Schulz & Co., Breslau.
GÖRNITZ, K. (1923): Über die Wirkung klimatischer Faktoren auf die Pigmentierung der Vogelfedern. J. f. Ornith. 71, 456—511.
MAYR, E. (1956): Geographical character gradients and climatic adaptation. Evolution **10**, 105—108.
RENSCH, B. (1936): Studien über klimatische Parallelität der Merkmalsausbildung bei Vögeln und Säugern. Arch. f. Naturgesch. N. F. **5**, 317—363.
AMTMANN, E. (1965): Zur geographischen Farbvariation des afrikanischen Riesenhörnchens *Protoxerus stangeri* (Waterhouse). Z. Morph. Ökol. Tiere **55**, 515—529.
KNIPRATH, E. (1967): Untersuchungen zur Variation der Rückenfärbung der beiden Meisen *(Parus montanus* und *Parus palustris).* J. f. Ornith. **108**, 1—46.
BEEBE, W. (1907): Geographic Variations in Birds with Special Reference to the Effects of Humidity. Zoologica, N. Y. Soc. 1, 1—41.
DANNEEL, R. (1941): Phänogenetik der Kaninchenfärbung. Ergebnisse d. Biol. **18**, 55—87.
SCHWANITZ, J. (1938): Untersuchungen zur Morphologie und Physiologie des Haarwechsels beim Hauskaninchen. Z. Morph. Ökol. Tiere **33**, 496—526.
BIEBER, H. (1969): Das Haarfarbmuster wildfarbiger Hauskaninchen und sein Einfluß auf die Fellfarbe. Z. wiss. Zool. **179**, 301—332.
CLEFFMANN, G. (1953): Untersuchungen über die Fellzeichnung des Wildkaninchens. Z. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre **85**, 137—162.
LUBNOW, E.; NIETHAMMER, G. (1964): Zur Methodik von Farbmessungen für taxonomische Untersuchungen. Verh. dtsch. Zool. Ges. München 1963, 646—663.
NACHTSHEIM, H. (1949): Vom Wildtier zum Haustier. Paul Parey, Berlin und Hamburg.
JOHNSTON, R. F.; SELANDER, R. K. (1964): House Sparrows: Rapid Evolution of Races in North America. Science **144**, No. 3618, 548—550.

Anschrift der Verfasserin: Dr. HEIDI BIEBER, D-2000 Hamburg 70, Kuehnstraße 149

Freilandversuche mit Hunden zur Bestimmung der Riechschwelle für Buttersäure

Von LOTHAR RENWRANTZ

Aus dem Zoologischen Institut und Museum der Universität Hamburg

Eingang des Ms. 30. 5. 1972

Einleitung

Es war schon das Ziel zahlreicher Untersuchungen, Aufschluß über die Riechschärfe des Hundes zu erhalten. Dabei ging es zunächst vor allem um die Lösung des Fährtenproblem (ROMANES 1887; F. SCHMIDT 1910; MOST 1926–28; HANSMANN 1929–31; MENZEL u. MENZEL 1928–32). Die Versuchsergebnisse konnten aber nur wenig zur sinnesphysiologischen Beurteilung der olfaktorischen Leistung beitragen.

Zur Ermittlung der Leistung eines Sinnesorgans wird in der Regel die Bestimmung der Reizschwelle vorgenommen. Während beim Menschen die Riechschwelle, ausgedrückt als Anzahl der Duftmoleküle pro cm^3 Luft, für zahlreiche Duftstoffe exakt

Z. Säugetierkunde 38 (1973) 38—63

ermittelt werden konnte (Passy 1892; Skramlik 1948; Goldenberg 1967) bzw. Werte publiziert wurden (g/m³ Luft), aus denen die Molekülanzahl leicht errechnet werden kann (Hofmann-Kohlrausch 1925; Morimura 1934), sind vergleichbare Angaben für den Hund bis jetzt nur von Neuhaus (1953—58) gemacht worden. Zahlreiche weitere Riechschwellen wurden als die gerade noch wahrnehmbaren Gewichtsmengen des Stoffes pro Volumeneinheit Lösungsmittel (H_2O, Paraffinöl u. a.) bestimmt (Heitzenroeder 1913; Buytendijk 1921; Myznikov 1958; Ashton/Eayrs/Moulton 1957, 1960).

Nun kann man bei derartigen Angaben von Duftstoffkonzentrationen im Lösungsmittel nur vage Schlußfolgerungen über die Leistungsfähigkeit der Hundenase ziehen, da hieraus die für genaue Schwellenangaben notwendige Errechnung der Duftmolekülanzahl pro Volumeneinheit Luft nicht ohne weiteres möglich ist. Ein weiterer Nachteil dieser Konzentrationsangabe ist, daß die für verschiedene Duftstoffe angegebenen minimalen Verdünnungskonzentrationen im absoluten Maß nicht vergleichbar sind, da in ihnen die unterschiedliche Flüchtigkeit der Riechstoffe (Dampfdrucke) nicht berücksichtigt wird. Ein Duftstoff mit einem niedrigen Dampfdruck muß notwendigerweise in einer stärkeren Konzentration gelöst sein als einer mit einem höheren Dampfdruck, um die gleiche Molekülanzahl in der Dampfphase zu erhalten. Außerdem spielt auch häufig noch das verwendete Lösungsmittel eine große Rolle. So wird z. B. über einer verdünnten wäßrigen Essigsäurelösung die Anzahl der Essigsäuremoleküle in der Dampfphase weitaus geringer als über einer gleichkonzentrierten Paraffinöllösung sein. Der Grund hierfür liegt darin, daß die Essigsäure im Wasser stark dissoziiert und sich lediglich zwischen den undissoziierten Molekülen und dem Dampf ein Gleichgewicht einstellt.

Wenn man unter Beachtung dieser Kriterien nur vergleichbare Schwellenangaben betrachtet, zeigen sich beträchtliche Schwankungen. Einige Forscher kommen auf Grund ihrer Versuchsergebnisse zu dem Schluß, daß die Riechleistung des Hundes grundsätzlich in der gleichen Größenordnung wie die des Menschen liegt (Niccolini 1954; Ashton/Eayrs/Moulton 1957, 1960); andere weisen lediglich auf ein relativ schlechtes Wahrnehmungsvermögen von pflanzlichen Gerüchen hin (Seffrin 1915; Heitzenroeder 1913; Becker/Markee/King 1957).

Dagegen stützen die Angaben von Neuhaus (1953, 1957) und Myznikov (1958) viele Beobachtungen aus der Praxis, daß der Hund als Makrosmat mit einem außergewöhnlichen Riechvermögen ausgestattet sei. So ist z. B. nach Neuhaus die Riechschärfe des Hundes für Buttersäure rund 10^6mal besser als die des Menschen; als Schwellenwert werden $9{,}0 \cdot 10^3$ Moleküle/cm³ Luft angegeben. Aus den Ergebnissen von Ashton/Eayrs/Moulton (1957), die ihre Schwellenwerte als Minimalkonzentration des Riechstoffes in wäßriger Lösung angeben, errechneten Davies und Taylor (1959) mit Hilfe einer von ihnen entwickelten Theorie für den Hund eine Riechschwelle für Buttersäure von $1{,}7 \cdot 10^{10}$. — Als gerade noch wahrnehmbare Essigsäuremenge in wäßriger Lösung ermittelten Ashton/Eayrs/Moulton (1957/1960) 1,8 g/l Wasser. Myznikov (1958) gibt als Minimalverdünnung 10^{-13} — 10^{-24} g Essigsäure pro l Wasser an.

Diese extremen Unterschiede in der Beurteilung der Riechschärfe des Hundes sind unmöglich mit individuellen Leistungsunterschieden zu erklären. Sie deuten eher auf methodische Fehler in der Versuchsdurchführung hin. In dem Bemühen, technisch einwandfreie Verfahren zu entwickeln, wurde nur allzu oft eine der Grundbedingungen aller Tierversuche nicht berücksichtigt, daß „nur solche Anforderungen, die in die biologische Welt des betreffenden Tieres passen, es also in keiner Weise irritieren, zu brauchbaren Versuchsergebnissen führen können" (Keller 1936, S. 9).

Eine Methode zur Bestimmung der Riechschwelle von Hunden in Freilandversuchen

Aus diesen Überlegungen heraus stellte sich die Aufgabe, zur Klärung der unterschiedlichen Auffassungen über die Riechschärfe des Hundes beitragende Versuche durchzuführen, die in erster Linie die natürlichen Verhaltensweisen des Hundes berücksichtigen[1]. Da diese Forderung in der dem Hund fremden Laboratmosphäre nur beschränkt erfüllbar ist, bot sich die Durchführung von Freilandversuchen an, wobei es günstig erschien, die Fährten- und Stöberarbeit für eine Riechschwellenbestimmung nutzbar zu machen.

Nun kann die auf der Menschen- oder Tierfährte gezeigte Leistung des Hundes für genaue Angaben über die Riechschärfe nicht herangezogen werden, da über die beim Beschreiten des Bodens hinterlassene Duftmenge weder exakte qualitative noch quantitative Aussagen gemacht werden können. Gleiches gilt für die Stöberarbeit. Auch hier können keine genauen Angaben gemacht werden über den Duft, der ausgelegten Gegenständen anhaftet.

Eine Aussage wird jedoch möglich, wenn die einzelnen Fußabdrücke der natürlichen Fährte durch gefüllte Duftstoffbehälter bekannten Durchmessers ersetzt werden, die in gleichen Abständen aneinandergereiht eine künstliche Fährte ergeben. Dabei bietet es sich an, die Duftgefäße nicht mit reinem Riechstoff, sondern mit einer Duftstofflösung zu füllen. Durch Veränderung der im Lösungsmittel gelösten Duftstoffmengen kann so die von der Gefäßoberfläche abdiffundierende Riechstoffmenge den Bedürfnissen entsprechend verändert werden. Die in der Dampfphase befindlichen Riechstoffmoleküle bilden eine „Duftlinie", über die quantitative Angaben möglich sind, wenn die pro Zeiteinheit von der Oberfläche der Duftquelle verdunstende Molekülanzahl bekannt ist. Diese läßt sich durch Differenzwägungen im Labor bestimmen.

Duftstoff und Lösungsmittel

Bei den Fährten- und Stöberversuchen zur Ermittlung der Riechleistung des Hundes wurde als Duftstoff Buttersäure verwendet. Die Wahl einer Fettsäure erfolgte unter Beachtung mehrerer Gesichtspunkte. So sollten die Versuchstiere ohne lange Dressurmaßnahmen möglichst spontan auf den ihnen gebotenen Geruch reagieren. Eine solche Reaktion ist aber nur zu erwarten, wenn der Geruchsstoff für den Hund von biologischer Bedeutung ist.

Der den Spuren von Mensch und Tier entströmende Geruch stammt zu einem beträchtlichen Teil von Hautausscheidungen, die bei jedem Schritt an den Boden abgegeben werden. Nun ist über das Vorhandensein von Fettsäuren sowohl im Schweiß (Biedermann 1930) als auch im Haarfett (Rothman/Smiljanic/Shapiro 1945) berichtet worden. Hieraus kann auf die Bedeutung dieser Stoffklasse für den fährtenden Hund geschlossen werden.

Ferner war bei der Wahl des Duftstoffes darauf zu achten, daß dieser einen ausreichend hohen Dampfdruck hat, um die verdampfende Duftstoffmenge gravimetrisch bestimmen zu können. Aus diesem Grunde bieten sich aus der Reihe der in Frage kommenden Fettsäuren vor allem die kurzkettigen Glieder (C_1—C_4) dieser homologen Reihe an, da mit zunehmender Anzahl der C-Atome der Dampfdruck der Fettsäuren niedriger wird. Sehr viele der früheren Versuche wurden mit Buttersäure ausgeführt, so daß sich, um vergleichbare Werte zu erhalten, dieser Duftstoff auch für die Freilandversuche anbot.

[1] Herrn Prof. Neuhaus danke ich für die Anregung zu dieser Arbeit.

Um die von der konstanten Oberfläche der eingesetzten Duftstoffbehälter verdampfende Anzahl der Riechstoffmoleküle gezielt variieren zu können, wurden unterschiedlich große Mengen von Buttersäure in spektroskopisch reinem Paraffinöl (Uvasol, Sp. 70°) gelöst. Obwohl Buttersäure auch wasserlöslich ist, schien für die gewählte Versuchsmethode die Verwendung von Paraffinöl vorteilhafter, da sein Dampfdruck weitaus niedriger als der des Wassers ist. Eine geringe Flüchtigkeit des Lösungsmittels war aber wünschenswert, um das Austrocknen der kleinlumigen Duftstoffgefäße und die damit verbundenen Veränderungen der Konzentrationsverhältnisse während der Versuche zu vermeiden.

Gravimetrische Bestimmung der verdampfenden Duftstoffmenge

Die Buttersäuremenge, die aus einer definierten Lösung pro Zeiteinheit von der Oberfläche eines Gefäßes verdampft, wurde im Labor gravimetrisch bestimmt. Als Duftstoffbehälter dienten 1,0—3,0 cm hohe Glasstandzylinder.

Zur Herstellung verschieden konzentrierter Buttersäure/Paraffinöl-Lösungen wurde zunächst auf einer Mettler-Analysenwaage eine bestimmte Menge Paraffinöl in einen Meßkolben (Fassungsvermögen 100 ml) mit einer Genauigkeit von ± 0,1 mg eingewogen. Mit einer Mikropipette Marburg (Eppendorf Gerätebau) wurden 5 ml Buttersäure hinzugefügt. Durch eine erneute Wägung und Differenzbildung wurde noch eine zusätzliche gravimetrische Überprüfung der eingespritzten Buttersäuremenge vorgenommen. Ausgehend von dieser Standardlösung wurde eine Verdünnungsreihe hergestellt.

Die Verdunstungsgefäße wurden mit Hilfe einer Glasspritze gefüllt, gewogen und schließlich 60 Minuten bei Raumtemperatur (20° ± 2,5° C) stehengelassen. Nach diesem Zeitraum wurde erneut gewogen, wobei sich in Abhängigkeit von der gelösten Buttersäuremenge unterschiedlich hohe Differenzen zeigten. Da mit reinem Paraffinöl gefüllte Kontrollgefäße nach der gleichen Zeit auf der verwendeten Analysenwaage Gewichtskonstanz zeigten, mußte die Gewichtsabnahme der mit Buttersäurelösungen gefüllten Gefäße aus der Verdampfung der gelösten Buttersäure resultieren.

Für Lösungen, bei denen der Buttersäureanteil weniger als 300 mg pro Liter Paraffinöl betrug, wurden die Wägungen mit einer Elektrowaage durchgeführt (Cahn G-2), die eine Empfindlichkeit von 50 Nanogramm und eine Genauigkeit von 0,01 % des jeweils gewählten Wägebereichs aufweist.

Tabelle 1

Ergebnisse der Verdunstungsversuche vom 14. 7. 1970

(Buttersäuregehalt der verwendeten Lösung: 116,1 mg in 1 l Paraffinöl)

Gefäßoberfläche	Verdampfungszeit	Gewichtsverlust	Verdampfte BS-Moleküle pro mm² und sec
158,4 mm²	60 Min.	0,0200 mg	$2,4 \cdot 10^{11}$
158,4 „	60 „	0,0184 „	$2,2 \cdot 10^{11}$
167,4 „	60 „	0,0176 „	$2,0 \cdot 10^{11}$
158,4 „	60 „	0,0136 „	$1,6 \cdot 10^{11}$
158,4 „	40 „	0,0079 „	$1,4 \cdot 10^{11}$
154,0 „	60 „	0,0116 „	$1,4 \cdot 10^{11}$
154,0 „	60 „	0,0132 „	$1,6 \cdot 10^{11}$
158,4 „	60 „	0,0102 „	$1,2 \cdot 10^{11}$

Auch mit der Elektrowaage wurden Kontrollwägungen mit reinem Paraffinöl durchgeführt. Da das sehr empfindliche Meßgerät auch kleinste Veränderungen am Wägeglas anzeigte (Staubkorn, Feuchtigkeit), ergaben sich minimale unregelmäßige Schwankungen, die die Bestimmung einer eventuellen Paraffinölverdunstung nicht zuließen.

Aus der verdampften Buttersäuremenge (Tab. 1, Spalte 3) läßt sich unter Anwendung nachstehender Formel jeweils die entsprechende Anzahl der Buttersäuremoleküle berechnen, die pro Sekunde von einem Quadratmillimeter abdiffundieren:

$$\frac{m \cdot L}{M \cdot O \cdot t} = \text{Moleküle/mm}^2 \text{ u. sec}$$

L = Loschmidtsche Zahl
M = Molekulargewicht der Buttersäure
O = Oberfläche des Verdunstungsgefäßes in mm^2
m = Verdunstete Menge in g
t = Verdunstungszeit in sec

Mit jeweils einer Lösung wurden an mehreren Tagen wiederholt Verdunstungsversuche durchgeführt. Aus den nach obiger Formel errechneten Einzelwerten der betreffenden Lösung wurde das arithmetische Mittel gebildet. Die erzielten Ergebnisse sind in Tab. 2 zusammengefaßt. In den Angaben der mittleren Spalte ist der Standardfehler des arithmetischen Mittels berücksichtigt.

Tabelle 2

Verdampfende Anzahl der Buttersäuremoleküle in Abhängigkeit von der pro Liter Paraffinöl gelösten Buttersäuremenge

Nr.	Buttersäuremenge (mg) pro 1 Liter Paraff. liqu.	Verdampfte Moleküle pro mm^2 und sec	Jeweils verwendeter Waagentyp
1	4337,0	$3{,}5 \pm 0{,}1 \cdot 10^{12}$	Elektrowaage
2	2582,0	$1{,}5 + 0{,}1 \cdot 10^{12}$	Analysenwaage
3	2529,0	$2{,}0 \pm 0{,}1 \cdot 10^{12}$	»
4	2037,0	$1{,}4 + 0{,}1 \cdot 10^{12}$	»
5	1596,0	$1{,}1 \pm 0{,}2 \cdot 10^{12}$	»
6	1307,0	$6{,}0 + 0{,}1 \cdot 10^{11}$	»
7	1226,4	$6{,}1 \pm 0{,}1 \cdot 10^{11}$	»
8	612,0	$4{,}6 + 0{,}1 \cdot 10^{11}$	»
9	271,0	$2{,}4 \pm 0{,}1 \cdot 10^{11}$	»
10	116,1	$1{,}7 + 0{,}1 \cdot 10^{11}$	Elektrowaage
11	88,0	$9{,}4 + 0{,}2 \cdot 10^{10}$	»
12	51,5	$6{,}8 \pm 0{,}2 \cdot 10^{10}$	»
13	24,1	$4{,}6 + 0{,}4 \cdot 10^{10}$	»
14	14,0	$3{,}4 \pm 0{,}4 \cdot 10^{10}$	»

Die Gesamtmeßgenauigkeit ist abhängig von der Einwaage (± 0,1 mg) des Paraffinöls und der Buttersäure, von der Durchmesserbestimmung der Verdunstungsgefäße (Schublehre: ± 0,1 mm, Lochlehre: ± 0,01 mm), von der Zeitmessung (± 2 Minuten) sowie von der Ermittlung der verdampften Buttersäuremenge (Analysenwaage: ± 0,1 mg; Elektrowaage: ± 0,0001 mg). Unter Annahme einer zufälligen Summierung aller möglichen Fehler ergibt sich z. B. für die Verdampfungsrate der Lösung Nr. 9 (s. Tab. 2) eine Abweichung vom angegebenen Wert $2{,}4 \cdot 10^{11}$ um $0{,}4 \cdot 10^{11}$

oder rund 17 %. Eine Summation aller möglichen Fehler ist aber kaum häufig zu erwarten, so daß der Meßfehler in der Regel weitaus niedriger wird. Da die erreichbare Genauigkeit bei der Schwellenbestimmung unter Freilandbedingungen auf jeden Fall geringer ist, dürfte die Meßgenauigkeit für das angewendete Verfahren voll ausreichen.

Erstellung einer Verdampfungskurve

Um eine allgemeine Aussage über die Abhängigkeit der Verdampfungsraten von der gelösten Buttersäurekonzentration machen zu können, wurde eine Regressionsanalyse durchgeführt, durch die anhand einer graphischen Darstellung eine allgemeine Beziehung aufzuzeigen ist. Da beide Variablen mehrere Zehnerpotenzen umfassen, ist es sinnvoll, für die graphische Darstellung einen doppelt logarithmischen Maßstab (Potenzpapier) zu verwenden.

Die Streuung und Form der Punktwolke weist eindeutig auf eine lineare Beziehung der logarithmierten Variablen hin. Damit gilt folgende Beziehung:

$$y = a \cdot x^b$$

denn durch Logarithmierung beider Seiten dieser Exponentialfunktion erhält man

$$\lg y = \lg a + b \cdot \lg x$$

Die Konstanten a und b sind für die gesuchte Funktion aus den folgenden Normalgleichungen zu berechnen (Sachs 1969):

$$\Sigma \lg y = n \cdot \lg a + b \cdot \Sigma \lg x$$
$$\Sigma (\lg x \cdot \lg y) = (\Sigma \lg x) \cdot \lg a + b \cdot \Sigma (\lg x)^2$$

Unter Berücksichtigung der in Tabelle 2 gegebenen Werte erhält man

$$a = 3{,}6 \cdot 10^9 \text{ und } b = 0{,}77$$

Die Gleichung für die Regressionsgerade lautet also:

$$y = 3{,}6 \cdot 10^9 \cdot x^{0{,}77}$$

Die erhaltene Regressionsgerade gilt nur für den Meßbereich. Jedoch werden durch eine Verlängerung der Geraden über den kleinsten y-Wert hinaus auch Angaben über die Verdampfung von Lösungen mit einem geringen Buttersäuregehalt möglich.

Die Streuung der Meßpunkte wird normalerweise durch 2 Parallelen zur Regressionsgeraden im Abstand der doppelten Standardabweichung erfaßt. Während der Wägungen, die mit den verschiedenen Lösungen zur Bestimmung der Verdampfungsraten durchgeführt wurden, traten jeweils extrem hohe bzw. niedrige Werte auf. Diese Extreme glichen sich bei der Mittelwertbildung aus. Bei den Freilandversuchen herrschen aber sicher die gleichen schwankenden Außenbedingungen, die während der Laborversuche relativ hohe bzw. geringe Verdampfungswerte für die jeweilige Lösung verursachen. Um falsche Angaben über die Anzahl der Buttersäuremoleküle, die den Versuchstieren geboten werden, zu vermeiden, müssen daher die beiden Parallelen zur Regressionslinie ein Band einschließen, das mögliche extreme Verdampfungsraten berücksichtigt. Aus diesem Grunde wurde als Größe, die den Abstand zwischen Regressionslinie und den beiden Parallelen bestimmt, die mittlere Extremabweichung

gewählt. Dabei wurde durch nachstehende Rechnung festgestellt, um welchen mittleren Faktor die Extremwerte von den Mittelwerten abweichen:

$$\frac{\sum \frac{\bar{y}}{y'} + \sum \frac{y''}{\bar{y}}}{n} = \bar{f}$$

$\bar{y}$ = Mittelwert (s. Tab. 2)
y' = kleinste Verdampfungsrate der betreffenden Konzentration
y'' = größte Verdampfungsrate der betreffenden Konzentration
n = Anzahl der Extremwerte (y', y'')
$\bar{f}$ = Faktor, um den die Extremwerte im Durchschnitt von den Mittelwerten abweichen.

Durch Auswertung der Protokollangaben ergab sich eine Abweichung von

$$\bar{f} = 2{,}4$$

Bei identischen x-Werten sind also die y-Werte der Parallelen um den Faktor 2,4 größer bzw. kleiner als die y-Werte der Regressionsgeraden.

Versuchsbedingungen, Material und allgemeine Methodik

Die Freilandversuche zur Bestimmung der Riechschärfe bei Hunden wurden 1969 und 1970, jeweils von Mai bis September, durchgeführt. Da die Verdampfungskurve nur für einen bestimmten Temperaturbereich gilt, konnten zur Auswertung allein Ergebnisse verwendet werden, die bei einer Außentemperatur von 18° bis 22° C erzielt wurden. Ferner mußte während der Versuche Windstille herrschen, da nur bei unbewegter Luft die Diffusionsgesetze

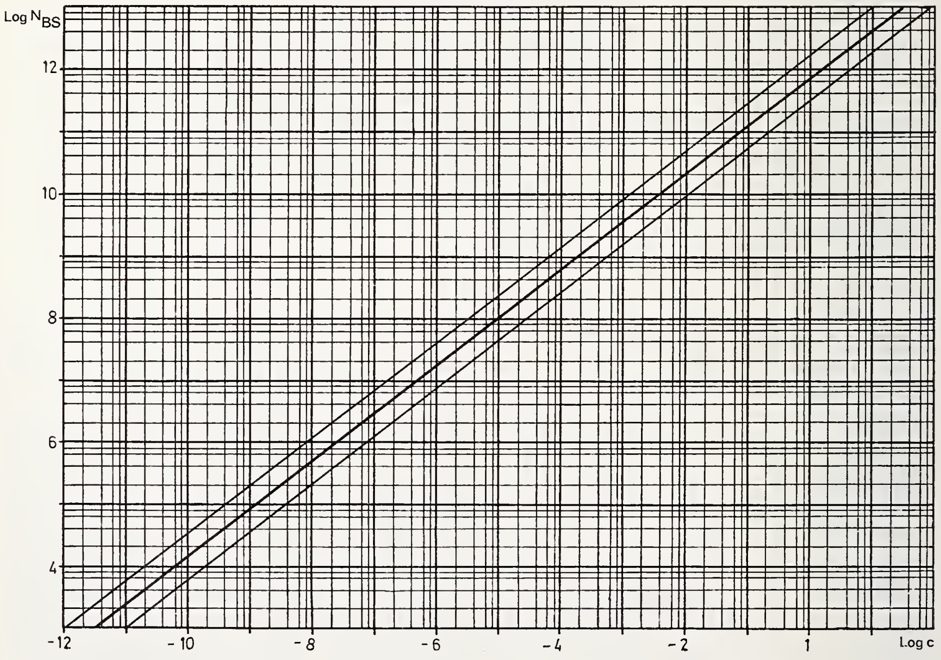


Abb. 1. Abhängigkeit der Buttersäureverdampfung von der Buttersäurekonzentration im Lösungsmittel. N_{BS} = Anzahl der Buttersäuremoleküle, die in 1 sec von 1 mm² Gefäßoberfläche verdampfen; c = Buttersäurekonzentration (g) pro l Paraffinöl

zur Bestimmung der Buttersäurekonzentration in einer bestimmten Entfernung von der Duftquelle herangezogen werden können. Für die Fährtenarbeit standen das Gelände der Hamburger Polizeihundschule am Licentiatenweg, deren Übungsgebiet im „Kringel" bei Geesthacht sowie zwei Wiesen im Stadtpark von Hamburg zur Verfügung. Die Stöberversuche wurden auf dem erstgenannten Gelände und auf der Rasenfläche eines Gartengeländes, das zum Zoologischen Institut der Universität Hamburg gehört, durchgeführt.

Um für die Versuche eine größere Anzahl von Hunden zur Verfügung zu haben, bot sich die Zusammenarbeit mit einer Diensthundschule der Hamburger Polizei an. Mit einer Ausnahme handelte es sich bei allen Versuchstieren um ausgebildete Fährtenhunde, zu deren Aufgabenbereich auch das Stöbern nach Gegenständen gehört.

Als Duftstoffbehälter wurden für die Fährten- und Stöberversuche etwa 1,5 cm lange Glasröhrchen benutzt, deren Durchmesser außen ca. 4,0 mm und innen 2,2 bis 2,8 mm betrug. Diese Behälter wurden durch Zerschneiden von 2 m langen Rohren aus AR-Glas hergestellt, indem das eine Ende der Rohrstücke über einer Teclubrenner-Flamme zugeschmolzen wurde.

Das Füllen der sorgfältig gereinigten Duftstoffbehälter erfolgte im Labor unmittelbar vor Versuchsbeginn. Zu diesem Zweck wurden 1 cm dicke Plexiglasplatten in durchschnittlich 15 × 5 cm große Stücke zerschnitten, in die in regelmäßigen Abständen Vertiefungen gebohrt wurden. Hier hinein wurden die Röhrchen mittels einer Pinzette gesteckt. Mit Hilfe von Einmalspritzen gelang es nach einiger Übung, in relativ kurzer Zeit die benötigte An-

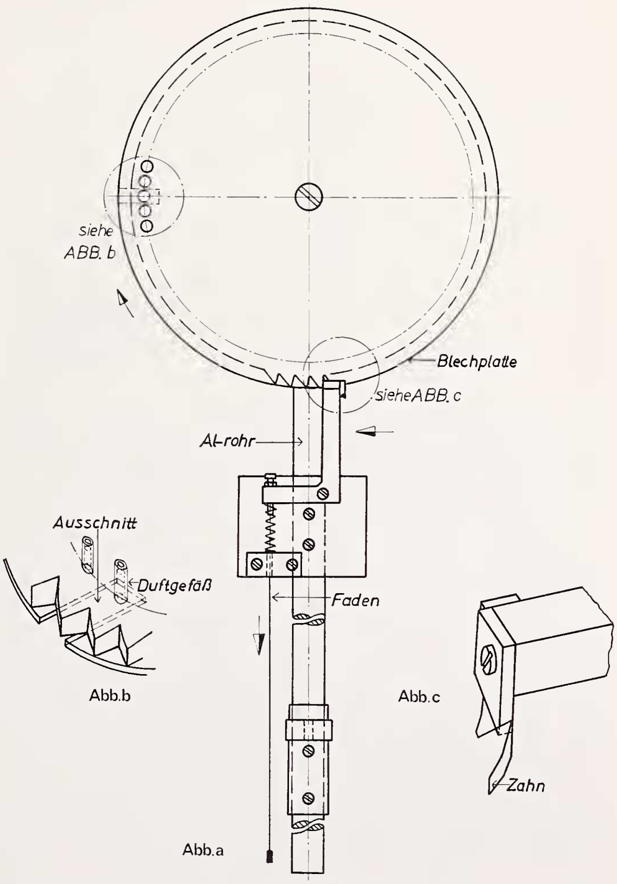


Abb. 2. Skizze einer Apparatur zum Auslegen von Duftgefäßen. 2 a = Übersicht; 2 b = Auswurf der Duftgefäße; 2 c = Teil des Fördermechanismus. Am Ende eines Aluminiumrohres ist eine runde Blechplatte (r = 17 cm) befestigt (Abb. 2 a). Diese weist an der Peripherie einen ca. 2 cm langen und 0,7 cm breiten Einschnitt auf. Ewa 3 mm über der Blechplatte liegt eine gleichgroße, 1 cm starke Plexiglasscheibe (Abb. 2 a, 2 b), die um ihre Mittelachse drehbar und deren Rand gezahnt ist. In geringem Abstand von der Basis jedes Zahnes ist die Plexiglasscheibe mit jeweils einem Loch versehen, dessen Durchmesser 0,5 cm beträgt. In diese Löcher werden die Duftröhrchen gesteckt, die dann mit dem Boden auf der unteren Blechplatte aufliegen (Abb. 2 b). Über einen Nylonfaden (Abb. 2 a) kann vom freien Ende des Aluminiumrohres ein rechtwinkliger Fördermechanismus (Abb. 2 a, 2 c) so bewegt werden, daß die Plexiglasscheibe bei jedem Zug am Nylonfaden um einen Zahn weitertransportiert wird. Dabei ist diese Strecke so bemessen, daß jeweils eines der Löcher, die sich in der Plexiglasscheibe befinden, über den Ausschnitt (Abb. 2 b) in der darunterliegenden Blechplatte geschoben wird. Das Röhrchen, welches in dem betreffenden Loch steckt, verliert die Auflagefläche und fällt zu Boden.

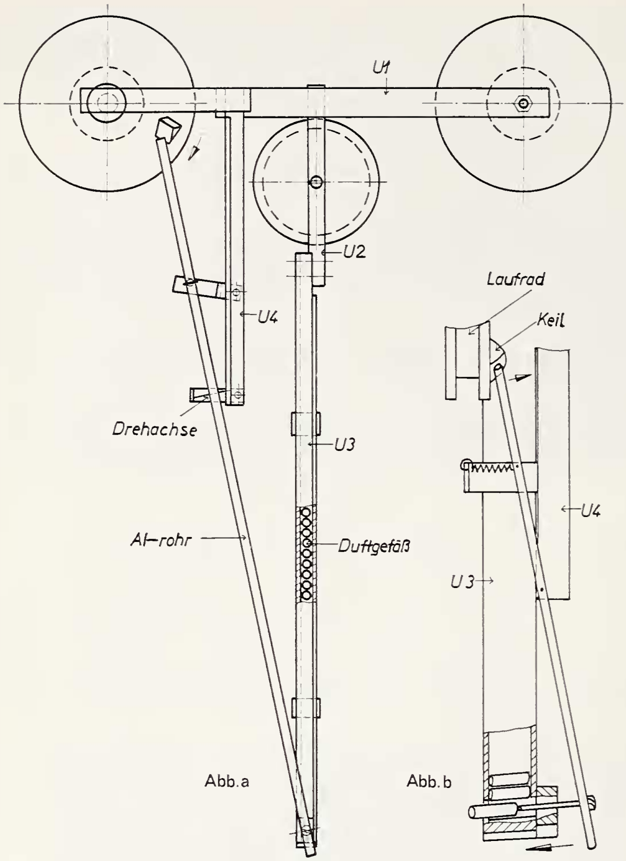


Abb. 3. Skizze einer Apparatur zum Auslegen von Duftgefäßen. 3 a = Übersicht; 3 b = Magazin und Auswurfmechanismus. Der Wagen besteht aus einer 30 cm langen U-Schiene aus Aluminium (U 1), in deren Ende zwei Laufräder aus Plexiglas eingelassen sind (Abb. 3). Von der Mitte dieser Aluminiumschiene führt eine zweite U-Schiene (U 2), bei der das Mittelstück teilweise entfernt ist, im rechten Winkel abwärts. In dem entstandenen Ausschnitt ist ein drittes Rad befestigt. Die senkrechte Schiene wird an ihrem unteren Ende durch das auswechselbare Magazin (U 3) verlängert (Abb. 3 a, 3 b), welches aus einer weiteren U-Schiene besteht, deren offene Seite durch eine flache Aluminiumleiste zu verschließen ist. Am unteren Ende hat das Magazin durch rechtwinkliges Abbiegen des verlängerten Mittelstückes der U-Schiene einen Boden erhalten. Da der Schenkelabstand des Magazins der Röhrchenlänge und die Schenkelhöhe dem Röhrchendurchmesser entspricht, ist ein Festklemmen der Duftgefäße, die waagerecht übereinander im hängenden Magazin liegen, unmöglich (Abb. 3 b).

Die Gefäße werden durch eine Vorrichtung, die im folgenden beschrieben wird, aus dem Magazin ausgestoßen. Zwischen dem vorderen und dem mittleren Rad ist eine U-Schiene (U 4) befestigt, die senkrecht abwärts führt. An ihrem unteren Ende befindet sich ein Messingstift, der fast waagerecht unter das vordere Laufrad ragt. Dieser Stift dient als Drehachse für ein Aluminiumrohr, das vom vorderen Laufrad schräg abwärts zum Boden des Magazins verläuft (Abb. 3 a). Vom unteren Ende des Rohres ragt ein Stift rechtwinklig in ein Loch, das sich knapp über dem Boden in einer Schmalseite des Magazins befindet. Auf der gegenüberliegenden Seite befindet sich eine Öffnung, deren Durchmesser etwa dem äußeren Durchmesser der Röhrchen entspricht (Abb. 3 b). Das obere Ende des Rohres wird durch eine Feder gegen das vordere Laufrad gezogen. Letzteres weist auf seiner Seitenfläche einen Keil auf, der sich bei jeder Umdrehung unter das Aluminiumrohr schiebt und dieses vom Rad wegdrückt. Dabei dreht sich das Rohr um seine Achse, so daß sich das untere Ende um den Betrag der Keildicke dem Magazin nähert und der Stift in das Magazin hineingeschoben wird. Er trifft hierbei auf den Boden des untersten Röhrchens und stößt dieses durch die Öffnung auf der gegenüberliegenden Seite aus dem Magazin hinaus (Abb. 3 b). Nachdem der Keil unter dem Rohr durchgelaufen ist, stellen sich die Ausgangsverhältnisse wieder ein und der Stift wird aus dem Magazin zurückgezogen. Nun schiebt sich die Säule der waagerecht übereinanderliegenden Röhrchen abwärts, so daß sich der Auswurf des nächsten Duftgefäßes in der geschilderten Weise wiederholen kann.

zahl von Duftstoffbehältern mit den gewünschten Lösungen zu füllen. Für den Transport zum Versuchsgelände wurden die gefüllten Plexiglasplatten in Kunststoffbehältern, die luftdicht zu verschließen waren, untergebracht.

Beim Auslegen der Röhrchen mußte darauf geachtet werden, daß die unmittelbare Um-

gebung der Kunstfährte frei von menschlichen Fußabdrücken blieb. Diese Bedingung führte zur Konstruktion von zwei Apparaten, mit denen das Legen der Kunstfährten durchgeführt wurde (s. Abb. 2, 3).

Abb. 2 zeigt eine Vorrichtung, die hauptsächlich auf baumfreien Flächen Verwendung fand. Es handelt sich hierbei um ein 4 m langes Aluminiumrohr, an dessen einem Ende ein Magazin für die Duftgefäße angebracht ist (s. Abb. 2 a). Die Duftgefäße werden mittels einer Vorrichtung ausgeworfen, die über einen Nylonfaden vom freien Ende der Aluminiumstange betätigt wird. Etwa einen Meter von der Röhrchenpalette entfernt ist ein Seil am Aluminiumrohr befestigt, das sich der Versuchsleiter beim Tragen der recht schweren Vorrichtung um die Schultern legt. Gleichzeitig wird das freie Ende der Aluminiumstange gegen ein Brett gedrückt, das der Versuchsleiter in Hüfthöhe trägt. Auf diese Weise werden die Hände nur noch zum Ausbalancieren des Gerätes bzw. zum Bedienen des Nylonfadens, mit dem der Fördermechanismus ausgelöst wird, gebraucht.

Der zweite Hilfsapparat zum Auslegen der Duftstoffbehälter (s. Abb. 3) kann auf Flächen mit vereinzeltem Baumbestand, wie es bei dem Gelände der Polizeihundschule der Fall war, verwendet werden. Das Gerät wird an einem Bindfaden über ein Seil gezogen, das zwischen zwei Bäumen ausgespannt ist. Es setzt sich aus einem Wagen (s. Abb. 3 a), einem Röhrchenmagazin (= U 3; s. Abb. 3 b) und einer Vorrichtung, die die Röhrchen aus dem Magazin hinausstößt, zusammen. Der Auswurfmechanismus (s. Abb. 3 b) ist so konstruiert, daß etwa alle 25 cm ein Duftgefäß ausgestoßen wird.

Das Auslegen der Duftgefäße

Bei früheren Versuchen, die über die Bedeutung des Individualgeruches für den fährtenden Hund Aufschluß geben sollten, hatten Most und Pfungst (Most 1926) festgestellt, daß eine bestimmte Fährtenlänge notwendig ist, wenn das Verhalten des Hundes eindeutige Auskunft über die Wahrnehmung der Duftspur liefern soll.

Für die Fährtenversuche, die vom Verfasser zur Bestimmung der hundlichen Riechschärfe durchgeführt wurden, konnte die Fährtenlänge wegen der räumlichen Begrenzung der zur Verfügung stehenden Grundstücke maximal 150 Meter betragen. Vor dem Auslegen der Röhrchen wurde zunächst eine genaue Skizze des Gebietes angefertigt, durch das die Fährte verlaufen sollte. Hierbei wurde natürlichen Geländemarken besondere Aufmerksamkeit geschenkt, und zwar aus zweierlei Gründen. Einmal gaben z. B. Maulwurfshügel, Wiesenblumen und andere natürliche Anhaltspunkte die Möglichkeit, den Verlauf der Fährte genau zu protokollieren. Zum anderen mußte aber bei der Planung des Fährtenverlaufs berücksichtigt werden, daß fährtende Hunde sehr leicht „ihrer auf psychischen Verharrungsneigungen beruhenden Vorliebe zum ‚Folgen einer Leitlinie geradeaus' (Leitlinienzwang in der einmal eingeschlagenen Richtung) unterlagen ... Dabei braucht diese Leitlinie nicht einmal immer geruchlicher Art zu sein, sie kann auch in einer optischen Bedingung bestehen wie z. B. einem Feldrain oder einer Furche" (Most/Brückner 1936, S. 17). Aus diesem Grunde wurde darauf geachtet, daß die Fährten keinen natürlichen Geländelinien folgten bzw. diesen parallel verliefen. Als weitere Sicherung wurde in die Fährten ein Winkel eingearbeitet.

Das Auslegen der Röhrchen erfolgte meistens mit der in Abb. 2 dargestellten Apparatur, da die Beschaffenheit des Versuchsgeländes nur selten den Einsatz der zweiten, auf einem Seil laufenden Auslegevorrichtung zuließ. Die Duftstoffbehälter wurden in einem durchschnittlichen Abstand von 20 cm ausgelegt, so daß für eine Fährte ca. 400—600 Röhrchen benötigt wurden. Diese wurden nach Beendigung der Versuche wieder eingesammelt.

Bei der Benutzung der in Abb. 3 dargestellten Apparatur wurde zunächst ein etwa 40 m langes Seil zwischen zwei Bäumen ausgespannt. Um die Versuchsstrecke frei von menschlichen Fußabdrücken zu halten, wurde dabei folgendermaßen verfahren: Nach der Befestigung des einen Seilendes ging der Versuchsleiter, mit dem anderen Seilende in der Hand, in einem großen Bogen, dessen Radius der Seillänge entsprach, zu dem zweiten Baum. Da das Seil während dieses Vorganges gespannt war und über dem Boden schwebte, hinterblieben auch keine störenden Schleifspuren. Auf das Seil wurde die Auslegevorrichtung gehängt und mittels eines Bindfadens zum entgegengesetzten Ende gezogen. Der Röhrchenvorrat in dem Magazin des Apparates reichte für etwa 30 Meter. Nach dieser Strecke wurde das Seil entfernt und zwischen zwei weiteren Bäumen so gespannt, daß es auf der Höhe des letzten Röhrchens das bereits gelegte Fährtenstück überquerte. An dieser Stelle wurde der Auslegeapparat erneut auf das Seil gehängt und das Legen der Kunstfährte fortgesetzt. Auf diese Weise konnte bei günstigen Geländeverhältnissen eine beliebig lange Kunstfährte erstellt werden, die zudem einen gewinkelten Verlauf aufwies. Am Ende einer jeden Fährte wurde ein Gegenstand abgelegt, der mit verdünnter Buttersäure markiert war. Ihrer Abrichtung entsprechend zeigten die Polizeihunde den Gegenstand durch Hinlegen an.

Das Fährtenlegen wurde allein vom Versuchsleiter vorgenommen; Versuchstiere, Hundeführer und eventuelle Beobachter waren nicht zugegen und erschienen erst zu Beginn der Fährtenarbeit.

Vor- und Übungsversuche

Vor Beginn der Fährten- und Stöberarbeit, die zur Ermittlung der Riechschärfe des Hundes durchgeführt werden sollte, erschien es sinnvoll, mit einigen der zur Verfügung stehenden Polizeihunden zunächst Vorversuche durchzuführen. Diese sollten einmal zeigen, wie sich die Versuchstiere gegenüber dem Buttersäuregeruch verhalten, und zum anderen konnten sich eventuell Anhaltspunkte ergeben, die eine Veränderung der Versuchstechnik erforderlich machten.

Die Probeversuche wurden zunächst mit zwei Hunden durchgeführt, und zwar mit einer ausgebildeten Fährtenhündin, der fünfjährigen Gitte, und dem einjährigen Rüden Igor, der noch an keinem Ausbildungslehrgang teilgenommen hatte. Für beide Versuchstiere wurden über einen längeren Zeitraum täglich jeweils zwei bis drei Kunstfährten auf dem Gelände der Polizeihundschule gelegt.

Für die ersten Versuche wurden die Duftgefäße mit Lösungen gefüllt, die einen so hohen Buttersäuregehalt aufwiesen, daß die Geruchsintensität über der spezifischen Reizschwelle der menschlichen Nase lag. Außerdem wurden einige Tropfen der betreffenden Lösung am Fährtenansatz verspritzt, um dem Hund eine bessere Möglichkeit der Witterungsnahme zu bieten. Diese Maßnahme bewährte sich und wurde bei allen folgenden Fährtenversuchen beibehalten. Da beide Hunde während der Probeversuche im wesentlichen das gleiche Verhalten zeigten, wird in dem folgenden kurzen Situationsbericht nur auf den Rüden Igor eingegangen.

Am ersten Versuchstag zeigte Igor zunächst am Fährtenansatz großes Interesse, nachdem er mit dem Kommando „Such!“ von seinem Führer zum Witterungsnehmen aufgefordert worden war. Dann wurde er allerdings unruhig, schnaubte unwillig und begann erst nach einigen weiteren Aufforderungen mit dem Ausarbeiten der Fährte, wobei er sehr langsam und zögernd mit hoher Nase vorging und im ganzen einen lustlosen Eindruck machte. Einige Male wechselte er auf die Spur des Versuchsleiters über, die im Abstand der Auslegevorrichtung parallel zur Kunstfährte verlief. Der Führer, der den genauen Verlauf der Kunstfährte nicht kannte, wurde darauf aufmerksam gemacht und zog den Hund ab. Auch an den folgenden Tagen zeigte sich das gleiche Bild.

In der nächsten Phase wurde mit mehreren Tage alten Kunstfährten gearbeitet, auf denen außerdem mehrere Gegenstände abgelegt waren. Igor zeigte nun ein völlig verändertes Verhalten. Interessiert nahm er die Fährte auf und spürte längere Passagen mit tiefer Nase direkt auf der gelegten Duftlinie. Allerdings arbeitete er auch jetzt nicht so zügig wie auf einer Menschenspur und kam häufig von der Fährte ab. Nach einem dementsprechenden Hinweis wurden ihm nun von seinem Führer einige Duftbehälter der Kunstfährte gezeigt, an denen er die Fährte wieder aufnahm und weiterverfolgte. Auffallend war, daß Igor nach jedem gefundenen Gegenstand ein besonders reges Interesse zeigte.

Bei weiteren Versuchen mit neugelegten Fährten zeigte Igor allerdings wiederum ein ablehnendes Verhalten. Unwilliges Schnauben bei der Witterungsaufnahme wies darauf hin, daß dem Rüden der Buttersäuregeruch in der gebotenen Konzentration unangenehm war.

Nach v. Skramlik (1948) kann man „die Körper, die einen Geruch besitzen ... in zwei Gruppen sondern: Die reinen und die gewöhnlichen Riechstoffe“ (S. 702). Während die erstgenannten allein die Riechzellen erregen, reizen letztere u. a. zusätzlich den *N. trigeminus*. Nach Allen (1937) wirkt Buttersäure auch bei Hunden sowohl über den *N. trigeminus* als auch über den *N. olfactorius* und ist damit nach

der eben genannten Einteilung zu den gewöhnlichen Riechstoffen zu zählen. Da ähnlich wie beim Menschen wohl auch beim Hund die Erregungschwelle für die Endigungen des *N. trigeminus* wesentlich über der Schwelle der Riechzellen liegt, verlieren Lösungen mit geringen Buttersäurekonzentrationen ihren stechenden Duftcharakter.

Bei der folgenden Fährtenarbeit mit schwach konzentrierten Buttersäurelösungen erwies es sich als nachteilig, wenn unmittelbar nach dem Auslegen der Duftgefäße mit den Versuchen begonnen wurde. In einem solchen Fall war keine der typischen Verhaltensweisen zu beobachten, aus denen eindeutig auf eine olfaktorische Perzeption der gelegten Duftspur zu schließen war. Zahlreiche Probeversuche ergaben dann, daß zwischen dem Legen der Duftgefäße und dem Beginn der Fährtenarbeit eine Minimalzeitspanne von etwa zwei Stunden liegen mußte. Erst nach dieser Zeit hat sich aus dem Buttersäuredampf, der über jedem Duftgefäß einen halbkugelförmigen Raum einnimmt, eine relativ kontinuierliche Duftlinie entwickelt, die von den Versuchstieren angenommen wird.

Die Erfahrungen der ersten Probeversuche zeigten aber auch, daß bei den Versuchstieren ein spontanes Interesse für Buttersäurefährten nicht zu beobachten war. Diese Feststellung stimmt mit der Aussage von anderen Autoren überein, daß einem speziell auf Menschenfährten eingestellten Hund die Umstellung auf ihm fremde „Duftfelder“ sehr schwer fällt bzw. ohne längere Dressur gar nicht gelingt (MOST 1928; SCHMID 1935; NEUHAUS 1957).

Für kontinuierliche Übungsversuche standen, außer Igor und Gitte, weitere Polizeihunde aus dienstlichen Gründen nicht zur Verfügung. Aus diesem Grunde mußten durch zusätzliche Probeversuche solche Hunde ausgewählt werden, denen auf Grund ihrer Veranlagung und ihres Dressurstandes eine vergleichsweise schnelle Einstellung auf den Buttersäuregeruch gelang. In der folgenden Zeit wurden für vierzehn Schäferhunde und einen Boxer Kunstfährten gelegt; außerdem wurden mit einem Teil dieser Tiere Stöberversuche durchgeführt.

Neben der Arbeit mit den Polizeihunden konnten noch mit zwei weiteren Hunden Probeversuche durchgeführt werden. Während die Große Münsterländer-Hündin Hussa vom Westmünsterland nicht auf die gelegten Kunstfährten ansprach, gelang es, den zum Zoologischen Institut der Universität Hamburg gehörenden Schäferhundbastard Dingo (♀, ca. 1½ Jahre alt) auf den Buttersäuregeruch einzustellen. Da die Hündin weder zur Fährten- noch zur Stöberarbeit abgerichtet war, mußten zunächst entsprechende Dressurversuche durchgeführt werden, die schließlich mit dem Erlernen des Stöberns zum gewünschten Erfolg führten. Im folgenden sei ein kurzer Überblick über den Verlauf dieser Dressurversuche gegeben.

Zunächst mußte Dingo das Anzeigen von ausgelegten Gegenständen beigebracht werden. Zu diesem Zweck wurde ein Schlüssel, an dem die Witterung des Versuchsleiters haftete, vor den Augen des Hundes auf den Rasen geworfen. Dingo stürzte sogleich vorwärts und begann mit der Suche. In dem Augenblick, wo die Hündin den Gegenstand gefunden hatte, wurde mit einem lauten „Platz!“ das Hinlegen befohlen. Das ängstlich und verwirrt niederkauernde Tier wurde nun mit einem kleinen Stück Hundekuchen belohnt und begeistert gelobt. Schon nach wenigen Versuchen zeigte Dingo beim Finden des Gegenstandes die gewünschte Reaktion, ohne dazu aufgefordert zu werden. Um die Dressur zu festigen, wurden dennoch an sechs weiteren Tagen die Übungsversuche wiederholt. Nun wurden jedoch verschiedene Gegenstände verwendet. Dadurch sollte vermieden werden, daß sich das Tier auf einen einzigen Gegenstand einstellte; es sollte vielmehr lernen, sich an einem bestimmten Geruch, nämlich dem Individualgeruch des Versuchsleiters, zu orientieren.

In der nächsten Phase begann nun die Umstellung auf den Buttersäuregeruch. Hierzu wurden die gleichen Gegenstände, die auch vorher verwendet worden waren, mit wenig Buttersäurelösung markiert. Dingo zeigte keinerlei Unsicherheit beim Ver-

weisen, kontrollierte die gefundenen Gegenstände jedoch gründlicher. — Schließlich wurden einige Schlüssel und Münzen geruchfrei gemacht und mit der Buttersäurelösung bestrichen. Das Auswerfen der Gegenstände erfolgte mit der Pinzette. Auch jetzt war das gewohnte Verhalten der Hündin zu beobachten: Dingo suchte konzentriert und hatte regelmäßig schon nach sehr kurzer Zeit den Gegenstand gefunden. Darauf legte sie sich, wobei sie die Nase fest auf den Gegenstand drückte und offensichtlich auf eine Belohnung wartete. Da das Versuchstier auch dann die beschriebene Reaktion zeigte, wenn mittels einer Einmalspritze lediglich einige Tropfen der Lösung auf den Boden getropft wurden, konnte nach etwa 300 Versuchen, die in 10 Tagen durchgeführt wurden, die Einstellung Dingos auf den Buttersäuregeruch als gelungen angesehen werden.

Insgesamt wurden Probeversuche mit 19 Hunden durchgeführt, von denen 5 auf Kunstfährten und 3 bei der Stöberarbeit ein positives Verhalten zeigten. Mit 3 Tieren konnten allerdings keine weiterführenden Versuche vorgenommen werden, da deren Führer in der folgenden Zeit nicht zur Verfügung standen. Demnach konnte die Fährtenarbeit mit 3 und die Stöberarbeit mit 2 Hunden fortgesetzt werden.

Fährten- und Stöberversuche sowie deren quantitative Auswertung

Die Fährtenversuche zur Ermittlung der Riechschärfe für Buttersäure wurden mit den Schäferhunden Barry, Gitte und Igor durchgeführt, die Stöberversuche mit dem Schäferhund Schikko, der jedoch nicht bis zum Abschluß der Versuche zur Verfügung stand, und dem Schäferhundbastard Dingo.

Zur Bestimmung der Riechschwelle durch Fährtenversuche wurde der Buttersäuregehalt der Paraffinöllösungen, mit denen die Duftgefäße gefüllt worden waren, nach jedem positiv ausgefallenen Versuch erniedrigt, bis bei einer bestimmten Verdün-

Tabelle 3

Verlauf der Schwellenbestimmung auf Kunstfährten bei dem Rüden Barry

Datum	Buttersäurekonzentration g/l Öl	Wertung	Bemerkungen
5. 8. 70	$2{,}3 \cdot 10^{-4}$	+	
5. 8. 70	$8{,}8 \cdot 10^{-5}$	+	
19. 8. 70	$8{,}3 \cdot 10^{-7}$	+	
19. 8. 70	$1{,}3 \cdot 10^{-7}$	+	
19. 8. 70	$1{,}0 \cdot 10^{-8}$	?	Barry war nicht zum Aufnehmen der Fährte zu bewegen. Einige Gefäße, die ihm schließlich gezeigt wurden, scharrte er ein.
19. 8. 70	$1{,}0 \cdot 10^{-8}$	+	
16. 9. 70	$5{,}3 \cdot 10^{-7}$	+	
16. 9. 70	$2{,}3 \cdot 10^{-8}$	+	
16. 9. 70	$1{,}0 \cdot 10^{-8}$	?	Ohne die Kunstfährte zu beachten, zog Barry mit tiefer Nase immer wieder zu nahegelegenen Büschen (Kaninchenfährten?).
16. 9. 70	$2{,}6 \cdot 10^{-9}$	+	
18. 9. 70	$2{,}0 \cdot 10^{-11}$	—	
18. 9. 70	$4{,}8 \cdot 10^{-10}$	+	
26. 9. 70	$8{,}4 \cdot 10^{-11}$	—	
26. 9. 70	$4{,}8 \cdot 10^{-10}$	+	

nungsstufe aus dem Verhalten des Tieres auf eine unterschwellige Konzentration des gebotenen Riechstoffes geschlossen werden konnte.

In Tab. 3 wird als Beispiel für den Verlauf der Untersuchungen ein Protokollauszug von den Fährtenversuchen mit dem Rüden Barry wiedergegeben.

Die Fährtenhunde verhielten sich bei den einzelnen Versuchen sehr unterschiedlich. So ließen sie bei einigen Versuchen jede Suchfreude vermissen und gingen trotz wiederholter Aufforderung zum Suchen mit hoher Nase in irgendeine Richtung. An anderen Versuchstagen, häufig aber auch schon am gleichen Versuchstag nach einer kurzen Unterbrechung der Arbeit, suchten sie vom Fährtenansatz sehr intensiv. Dabei waren bei jedem Versuchstier eindeutige Reaktionen auf eine Wahrnehmung des Riechstoffes zu beobachten, die sich von den Verhaltensweisen, welche das Versuchstier bei einer vergeblichen Suche zeigte, klar unterschieden. Dies soll durch den folgenden Protokollauszug verdeutlicht werden, in dem das Verhalten des Rüden Barry beim erfolglosen Suchen dem Verhalten, welches das Tier beim erfolgreichen Ausarbeiten einer Duftlinie zeigte, gegenübergestellt wird (s. auch Abb. 4).

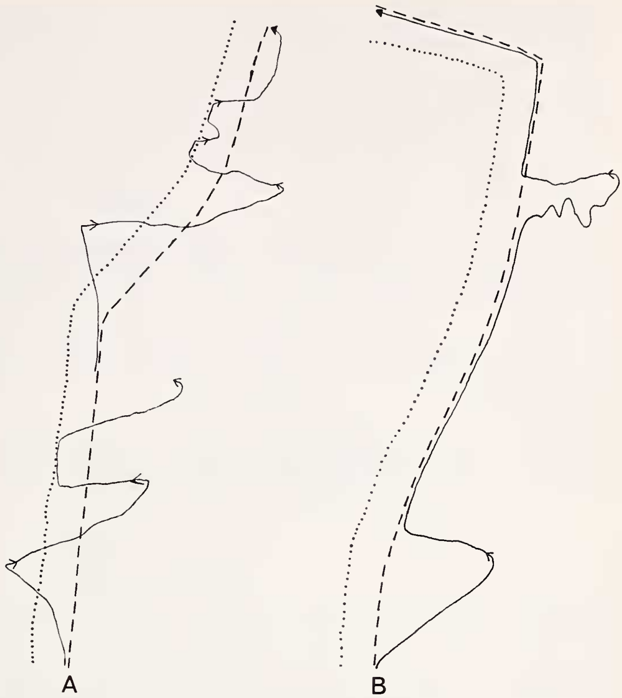


Abb. 4. Darstellung des Verlaufes von zwei Kunstfährten sowie des Weges, den der Rüde Barry zurücklegte. — *Fährte A:* Konzentration der Lösung: 2,0 · 10^{-11} g Buttersäure pro 1 l Paraffinöl. Auf einer Länge von 89 m wurden 390 Duftgefäße ausgelegt. — *Fährte B:* Konzentration der Lösung: 4,8 · 10^{-10} g Buttersäure pro 1 l Paraffinöl. Auf einer Länge von 82 m wurden 380 Duftgefäße ausgelegt.
Beide Versuche wurden am 18. 9. 1970 im Stadtpark von Hamburg durchgeführt. Das Auslegen der Gefäße war gegen 8.00 Uhr abgeschlossen; Versuchsbeginn 10.10 Uhr.
Zeichenerklärung: - - - - Fährtenverlauf; ——— Weg des Hundes; . . . . . Weg des Fährtenlegers.

Am Ansatz beider Fährten waren jeweils geringe Mengen der betreffenden Lösung vertropft worden, um dem Hund die Aufnahme der Witterung zu erleichtern. Am Ende jeder Fährte war ein Gegenstand abgelegt worden. Während der Versuche wurde Barry von Polizeiobermeister Neubauer an einer langen Laufleine geführt. Etwa 15—20 m seitlich hinter dem Hundeführer folgte der Versuchsleiter dem suchenden Rüden.

Fährte A (s. Abb. 4)

Zunächst wurde dem Führer des Hundes der Fährtenansatz gezeigt. Danach wurde Barry die Fährtenleine angelegt, worauf der Rüde sofort die Nase senkte und vorwärts zog. Der Fährtenansatz wurde von Barry, trotz der Aufforderung zur Witte-

rungsnahme, überlaufen. Aber schon nach wenigen Metern verlangsamte er sein Tempo und begann mit tiefer Nase intensiv zu suchen. Hierbei überquerte er häufig die Kunstfährte, zeigte aber keine Reaktion, die auf eine Wahrnehmung des Duftes schließen ließ. Während der Suche entfernte sich Barry ständig sowohl nach links als auch nach rechts von der Fährte. Jedesmal wurde sein Führer vom Versuchsleiter aufgefordert, den Rüden von der eingeschlagenen Richtung abzuziehen. Nach etwa 40 Metern wurde der Versuch unterbrochen und Barry zur erneuten Witterungsnahme an einigen Duftgefäßen, die der Versuchsleiter dem Hundeführer zeigte, herangerufen. Darauf wurde der Rüde durch ständige „Such! Such!"-Kommandos zur weiteren Suche aufgefordert. Obwohl er auch auf diesem zweiten Teilstück intensiv arbeitete und die Kunstfährte häufig kreuzte, war in keiner Phase eine positive Reaktion auf die Buttersäurefährte zu beobachten. Einige Male nahm Barry die parallel zur Kunstfährte verlaufende Spur des Fährtenlegers auf. Sein Führer wurde darauf hingewiesen und zog den Rüden ab. Etwa 3 m vor dem Fährtenende bekam Barry schließlich Witterung von dem dort liegenden Gegenstand, der mit einer stärker riechenden Buttersäurelösung markiert war, und verwies ihn durch Hinlegen. Nach Beendigung des ersten Versuches wurde Barry die Fährtenleine abgenommen. Etwa 15 Minuten später begann der zweite Versuch.

Fährte B (s. Abb. 4)

Zunächst wurde dem Führer des Hundes der Fährtenansatz gezeigt. Nach dem Anlegen der Fährtenleine senkte Barry sofort die Nase und zog ungestüm vorwärts. Am Fährtenansatz witterte der Rüde nach der entsprechenden Aufforderung nur kurz und ging, intensiv suchend, nach rechts von der gelegten Fährte weg. Nach etwa 15 Metern wurde sein Führer aufgefordert einzugreifen und den Rüden nach links zu ziehen. Barry überquerte nun mit tiefer Nase die Duftlinie, verhielt plötzlich, wendete und strebte in gerader Richtung direkt auf der Kunstfährte vorwärts. Während der Rüde zu Beginn des Versuches mit wechselndem Tempo gearbeitet und die Nase suchend nach links und rechts gewendet hatte, ging er nun mit gleichmäßigem Tempo etwa 50 Meter auf der Fährte. Nun verlor er den Duftfaden und wich nach rechts aus. Hier begann er zu kreisen, d. h. er wechselte häufig die Richtung und suchte unruhig den Boden ab. Als er sich dabei immer weiter von der Fährte entfernte, wurde Barrys Führer durch Zuruf aufgefordert, den Rüden nach links zu ziehen. Barry wechselte nach dieser Korrektur die Richtung. Beim Überqueren der Fährte bog er plötzlich rechtwinklig ab und und folgte dem Fährtenverlauf. Er ging den Bogen, den die Fährte im Schlußstück beschrieb, ganz genau, und verwies nach etwa 20 Metern den Schlußgegenstand durch Hinlegen.

Wie bei der Fährtenarbeit, so war auch bei den Stöberversuchen eine sichere Reaktion der Versuchstiere auf die Wahrnehmung des gebotenen Riechstoffes zu beobachten. Sowohl der Schäferhund Schikko als auch der Bastard Dingo beherrschten nach Abschluß der Probeversuche ihre Aufgabe, das Finden des ausgelegten Duftgefäßes durch Hinlegen anzuzeigen. Um ein einwandfreies Resultat zu erzielen, wurden für jeden Stöberversuch außer dem duftstoffgefüllten Gefäß zwei weitere Glasröhrchen ausgelegt, die mit dem reinen Lösungsmittel gefüllt waren. Im folgenden soll durch eine detaillierte Schilderung der mit Dingo durchgeführten Versuche ein Bild von der allgemeinen Versuchssituation vermittelt werden.

Die Stöberarbeit mit Dingo wurde im Garten eines Nebengebäudes des Zoologischen Instituts der Universität Hamburg durchgeführt, wo für die Versuche eine etwa 5 × 15 m große Rasenfläche zur Verfügung stand. Für jeden Versuch wurden jeweils drei gefüllte Gefäße, von denen eines die Buttersäurelösung enthielt, mit einer Pinzette ausgelegt. Dabei wurde von Versuch zu Versuch die Anordnung der drei Glas-

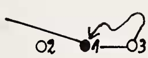
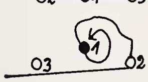
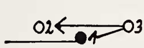
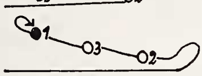
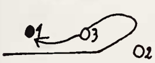
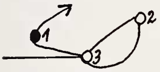
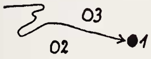
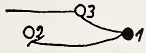
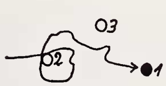
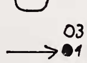
röhrchen, deren Abstand zueinander in der Regel 30—50 cm betrug, geändert. Die Glasröhrchen wurden nach jedem Versuch eingesammelt. Während der Vorbereitungszeit und zwischen den Einzelversuchen lief Dingo frei auf dem Versuchsgelände umher. Häufig lag die Hündin auch auf oder neben der Rasenfläche, auf der die Versuche durchgeführt wurden, und beobachtete den Versuchsleiter.

Nach jedem Verweisen des richtigen Röhrchens wurde Dingo gelobt und mit

Tabelle 4

Protokollauszug über Stöberversuche mit der Hündin Dingo

(Die Versuche wurden am 16. 8. 1970 von 18.45 bis 19.30 Uhr durchgeführt. Konzentration der Lösung: 1,9 · 10^{-7} g Buttersäure / 1 l Öl)

Nr.	Weg des Versuchstieres	Bemerkungen	Wertung
1		Nach Prüfung von 1 und 3 blickte Dingo umher und mußte zur Weitersuche aufgefordert werden.	+
2		D. prüfte zunächst 2, dann 1 . . . (siehe Nr. 1).	+
3		—	—
4		—	+
5		Vor dem Verweisen 1 mehrfach geprüft.	+
6		—	+
7		—	+
8		Alle Gefäße mehrfach geprüft, ins Maul genommen und verschleppt.	—
9		—	+
10		Nach längerer Suche 1 als erstes gefunden.	+
11		—	—
12		1 und 3 geprüft und Suche aufgegeben; nach erneuter Aufforderung weitergesucht und 1 verwiesen.	+
13		2 mehrfach geprüft, dann nach längerer Suche 1 gefunden und verwiesen.	+
14		Sofort 1 gefunden.	+

Zeichenerklärung: ●1 = Mit Buttersäure gefülltes Gefäß; O2, O3 = Verleitungsgefäße.

einem kleinen Stück Hundekuchen belohnt. Bei einer Falschwahl reichte ein lautes „Nein!“, um das Versuchstier erschreckt aufspringen und weitersuchen zu lassen. Eine Bestrafung des Tieres wurde in jedem Fall vermieden, da sich gezeigt hatte, daß Dingo schon auf eine leichte Züchtigung sehr empfindlich reagierte.

Als richtig wurden nur solche Versuche gewertet, bei denen sich das Versuchstier eindeutig für das mit der Buttersäurelösung gefüllte Gefäß entschied, indem es dieses durch Niederlegen verwies (s. Tab. 4). Alle Versuche, bei denen Dingo durch einen Zuruf an einer Falschwahl gehindert wurde, wurden als Fehlversuche protokolliert, auch wenn die Hündin anschließend das richtige Gefäß anzeigte.

Insgesamt wurden mit Dingo 1200 Versuche durchgeführt, um die Buttersäurekonzentration zu ermitteln, die vom Versuchstier gerade nicht mehr wahrgenommen werden konnte. Zwischen dieser Konzentrationsstufe und der nächsthöheren, auf die Dingo noch positiv reagierte, lag dann die Riechschwelle des Versuchstieres.

Tabelle 5a

Ergebnisse der Versuchsserien mit einer noch überschwelligen Buttersäurekonzentration
(Versuchstier: Dingo)

Datum	Zeit	Konzentration	Anzahl der Versuche	+	—
20. 8. 70	18.30 — 20.05	$9 \cdot 10^{-10}$ g BS pro l P.-Öl	20	12	8
22. 8. 70	11.40 — 12.50		18	14	4
24. 8. 70	14.15 — 14.35		15	11	4
			53	37	16

Tabelle 5b

Ergebnisse der Versuchsserien mit einer unterschwelligen Buttersäurekonzentration
(Versuchstier: Dingo)

Datum	Zeit	Konzentration	Anzahl der Versuche	+	—
11. 9. 70	14.35 — 16.10	$5{,}0 \cdot 10^{-10}$ g BS pro l P.-Öl	15	6	9
12. 9. 70	18.15 — 18.45		12	9	3
15. 9. 70	11.40 — 13.00		21	8	13
16. 9. 70	15.20 — 16.15		7	2	5
19. 9. 70	15.55 — 16.20		21	6	15
			76	31	45

Da durch ein längeres Arbeiten mit unterschwelligen Konzentrationen die Dressur sehr schnell zusammenbrechen kann (NEUHAUS 1953; TEICHMANN 1959; BRETTING 1972), wurden regelmäßig in jede Versuchsserie Übungsversuche eingeschoben, bei denen die Duftgefäße mit einer höher konzentrierten Buttersäurelösung gefüllt waren. Diese Übungsversuche sind in den Tabellen 5 a und 5 b nicht berücksichtigt.

Nach den Versuchsergebnissen kann angenommen werden, daß für Dingo die Schwellenkonzentration des gelösten Duftstoffes zwischen $9 \cdot 10^{-10}$ g und $5 \cdot 10^{-10}$ g Buttersäure pro Liter Paraffinöl liegt. Diese Aussage läßt sich unter Anwendung des

Vierfelderschemas statistisch überprüfen. Hierbei ergibt sich ein χ^2 von 10,55, dem nach Pätau (1942) eine Wahrscheinlichkeit P = 0,00075 entspricht. Da diese Wahrscheinlichkeit unter der Sicherungsgrenze von 0,0027 liegt, gilt die oben gemachte Annahme als gesichert.

Aus Abb. 1 ist zu entnehmen, daß bei einer gelösten Buttersäuremenge von $9 \cdot 10^{-10}$ g in 1 Liter Paraffinöl $1{,}7 \cdot 10^5$ — $2{,}9 \cdot 10^4$ Duftmoleküle von 1 mm^2 Gefäßoberfläche pro Sekunde verdampfen. Der entsprechende Wert für einen Buttersäuregehalt von $5 \cdot 10^{-10}$ g liegt zwischen $1{,}2 \cdot 10^5$ und $2{,}0 \cdot 10^4$ Duftmolekülen. Unter Beachtung der gesamten Oberfläche der Duftgefäße — die Gefäßoberfläche betrug im Durchschnitt 5 mm^2 — würde danach die Schwellenkonzentration zwischen $8{,}5 \cdot 10^5$ ($= 1{,}7 \cdot 10^5 \cdot 5$) und $1{,}0 \cdot 10^5$ ($= 2{,}0 \cdot 10^4 \cdot 5$) Molekülen Buttersäure pro cm^3 Luft liegen.

Nun ist jedoch zu berücksichtigen, daß das Versuchstier schon in etwa 10 cm Entfernung von der Gefäßoberfläche auf den Duftstoff reagierte. Da nach dem 1. Fickschen Diffusionsgesetz die Buttersäurekonzentration umgekehrt proportional der Entfernung von der Duftquelle abnimmt, muß die reaktionsauslösende Schwellenkonzentration schwächer sein als zunächst angenommen.

Bei konstanten Luft- und Temperaturverhältnissen kann man voraussetzen, daß sich schon nach kurzer Zeit bei gleichmäßiger Verdampfung der Buttersäure in den verschiedenen Entfernungen von der Duftquelle relativ konstante Konzentrationen einstellen. Unter dieser Annahme läßt sich nach Neuhaus (1965) mit Hilfe der 1. Fickschen Differentialgleichung für jede Entfernung von der Duftquelle die Duftkonzentration berechnen, wenn die pro Sekunde verdampfende Molekülanzahl bekannt ist. Die Gleichung lautet

$$\frac{dm}{dt} = -D \cdot q \cdot \frac{dc}{dx}$$

m = diffundierende Masse des Duftstoffes
t = Zeit
D = Diffusionskoeffizient (temperaturabhängig)
q = Fläche der Diffusion (in cm^2)
c = Konzentration des Duftstoffes
x = Diffusionsrichtung (cm), senkrecht auf q.

Bei Duftquellen, die sich auf dem Erdboden befinden, nehmen die Diffusionsflächen die Form von Halbkugeln mit dem Radius r an. Wegen der kleinen Oberfläche der verwendeten Duftgefäße kann die Ausdehnung der Duftquelle selbst vernachlässigt werden und diese als der geometrische Mittelpunkt aller Halbkugelflächen gelten. Danach veränderte sich die 1. Ficksche Differentialgleichung folgendermaßen:

$$\frac{dm}{dt} = -D \cdot 2\pi r^2 \cdot \frac{dc}{dr}$$

Durch Umformung dieser Gleichung erhält man

$$c = \frac{\frac{dm}{dt}}{D 2\pi r}$$

(Eine ausführliche Beschreibung der mathematischen Ableitung dieser Gleichung sowie ihre Diskussion gibt Neuhaus 1965 in der Zeitschrift für vergleichende Physiologie **49**, 475—478.)

Für die Errechnung der Grenzwerte, zwischen denen die Riechschwelle des Versuchstieres Dingo liegt, sind folgende Größen zu berücksichtigen:

a. $\frac{dm}{dt} = 8{,}5 \cdot 10^5$ b. $\frac{dm}{dt} = 1{,}0 \cdot 10^5$

$$D = 0{,}072 \text{ bei } 20^\circ \text{C}, \; r \approx 10 \text{ cm}$$

a. $\frac{dc}{dr} = \frac{8{,}5 \cdot 10^5}{-0{,}072 \cdot 2\pi} \cdot \frac{1}{r^2}$ b. $\frac{dc}{dr} = \frac{1{,}0 \cdot 10^5}{-0{,}072 \cdot 2\pi} \cdot \frac{1}{r^2}$

$-\frac{dc}{dr} = \frac{1{,}9 \cdot 10^6}{r^2}$ $-\frac{dc}{dr} = \frac{2{,}2 \cdot 10^5}{r^2}$

$c = \frac{1{,}9 \cdot 10^6}{r}$ $c = \frac{2{,}2 \cdot 10^5}{r}$

$c = 1{,}9 \cdot 10^5$ $c = 2{,}2 \cdot 10^4$

Die Riechschwelle des Schäferhundbastards Dingo für Buttersäure liegt zwischen $2 \cdot 10^5$ und $2 \cdot 10^4$ Molekühlen pro cm^3 Luft.

Die Ergebnisse der Fährtenversuche sind in der folgenden Tabelle 6 zusammengestellt.

Tabelle 6

Ergebnisse der Fährtenversuche

Versuchstier	Anzahl der Fährtenversuche	noch wahrgenommen g/l P.-Öl	nicht mehr wahrgenommen g/l P.-Öl
Barry	14	$5 \cdot 10^{-10}$	$8 \cdot 10^{-11}$
Gitte	39	$3 \cdot 10^{-9}$	$5 \cdot 10^{-10}$
Igor	49	$2 \cdot 10^{-8}$	$7 \cdot 10^{-9}$

Aus den in Tab. 6 angegebenen Grenzkonzentrationen wurde nach dem oben aufgezeigten Verfahren der Molekülbereich ermittelt, in dem die Schwellenkonzentration für die einzelnen Versuchstiere liegt (s. Tab. 7).

Tabelle 7

Zusammenstellung der Ergebnisse von Freilandversuchen zur Ermittlung des Riechschwellenbereiches für Buttersäure in Molekülen pro cm^3 Luft

Versuchstier	Methode	Schwellenbereich Moleküle/cm^3 Luft
Barry ♂	Fährte	$1 \cdot 10^5 - 5 \cdot 10^3$
Dingo ♀	Stöbern	$2 \cdot 10^5 - 2 \cdot 10^4$
Gitte ♀	Fährte	$5 \cdot 10^5 - 2 \cdot 10^4$
Igor ♂	Fährte	$2 \cdot 10^6 - 2 \cdot 10^5$
Schikko ♂	Stöbern	$5 \cdot 10^9 - 2 \cdot 10^9$ [1]

[1] Die Stöberversuche mit Schikko mußten abgebrochen werden, so daß keine Bestimmung des Schwellenbereiches möglich war.

Hierbei wurde bei den Stöberversuchen davon ausgegangen, daß die Versuchstiere den Buttersäuregeruch in einer Entfernung von etwa 10 cm von der Duftquelle witterten. Diese Annahme resultiert aus folgenden Beobachtungen: Alle Versuchstiere gingen mit tiefer Nase und arbeiteten nur dann fehlerfrei, wenn sie direkt auf der Fährte gingen; andererseits verloren alle drei Versuchstiere schon bei leichten Abweichungen vom Fährtenverlauf den Duftfaden.

Mögliche Beeinflussung der Versuchstiere

ASHTON/EAYRS/MOULTON (1957, 1960—61) kritisieren, daß mit Ausnahme der Versuche von BECKER/MARKEE/KING (1957) bei allen Riechschwellenbestimmungen, die mit Hunden durchgeführt wurden, ein Beobachter anwesend war, der die Lage der Testsubstanz kannte. Die Autoren fahren dann fort: „thus the possibility exists that some cue could have passed from observer to dog which could have influenced the results."

Um eine solche Fehlerquelle von vornherein auszuschalten, wurden die Fährten stets vor dem Erscheinen der Hundeführer gelegt; diese wurden außerdem aufgefordert, nur nach einem entsprechenden Hinweis in den Versuchsablauf einzugreifen. Auf eine Suche ohne Hundeführer wurde ganz bewußt verzichtet, da den Versuchstieren die gewohnte Arbeitssituation erhalten bleiben sollte.

Eine eventuelle Beeinflussung der Hunde durch den Versuchsleiter war einmal wegen des relativ großen Abstandes zum Versuchstier unwahrscheinlich, zum anderen waren sich Versuchsleiter und Fährtenhunde völlig fremd, so daß diese auf unbedachte Bewegungen des Versuchsleiters häufig mit aggressivem Verhalten reagierten. Ein lenkender Einfluß durch unbewußte Zeichen ist aber sicher nur zu erwarten, wenn die Bewegungen des Menschen dem Tier vertraut sind.

Auch für die Stöberversuche mit Dingo ist eine Beeinflussung des arbeitenden Tieres auf Grund der Versuchsbedingungen auszuschließen, zumal der Versuchsleiter auf diese Möglichkeit besonders achtete. Der einwandfreie Versuchsablauf wird bestätigt durch das Ergebnis der im folgenden beschriebenen Kontrollversuche.

Während sich Versuchsleiter und Versuchstier hinter einem 2 Meter hohen Bretterzaun aufhielten, legte eine zweite Person die gefüllten Glasgefäße aus, fertigte anschließend eine Skizze an, auf der die Lage der Duftquelle und der beiden Verleitungsgefäße gekennzeichnet war, und begab sich ebenfalls hinter die Bretterwand. Darauf wurde Dingo vom Versuchsleiter, der die Lage der Duftquelle nicht kannte, zum Versuchsplatz geführt und zum Suchen aufgefordert. Nach erfolgtem Verweisen eines Röhrchens konnte nun die Wahl des Hundes an Hand der Skizze, die in der Nähe des Versuchsplatzes abgelegt war, auf ihre Richtigkeit überprüft werden. Das Ergebnis dieser Versuche, die an zwei Tagen durchgeführt wurden, ist in Tabelle 8 zusammengefaßt.

Bei allen Versuchen, die mit überschwelligen Duftkonzentrationen durchgeführt wurden, beträgt der durchschnittliche Prozentsatz der Richtigwahlen etwa 63 %. Der Anteil der Richtigwahlen der Kontrollversuche liegt mit etwa 70 % in diesem Bereich und zeigt, daß der Erfolg Dingos nicht auf irgendwelchen unbewußten Ausdrucksbewegungen des Versuchsleiters basiert.

Ergänzend sei noch darauf hingewiesen, daß Dingo während der Arbeit mit der unterschwelligen Duftkonzentration $5 \cdot 10^{-10}$ g pro l Lösungsmittel ($= 1 \cdot 10^5 - 2 \cdot 10^4$ Moleküle/cm³ Luft) bei 41 % der Versuche richtig wählte.

Damit liegt der Anteil der Richtigwahlen noch über der Zufallserwartung von 33 % (Dreiwahl). Dieser relativ zu hohe Prozentsatz ist möglicherweise durch die relativ geringe Anzahl von Versuchen zu erklären, die mit der unterschwelligen Duft-

Tabelle 8

Ergebnisse von Stöberversuchen mit Dingo, bei deren Durchführung dem Versuchsleiter die Lage der Duftquelle unbekannt war

Datum	Zeit	Konzentration in g BS/l P.-Öl	Anzahl der Versuche	+	—
15. 8. 70	19.10—20.15	$2{,}2 \cdot 10^{-7}$	22	15	7
24. 8. 70	14.15—15.35	$9 \cdot 10^{-10}$	15	11	4
			37	26	11

konzentration aus dressurtechnischen Gründen durchgeführt werden konnten, so daß mit wachsender Anzahl von Versuchen eine Annäherung an den zu erwartenden Wert anzunehmen wäre. Wahrscheinlicher ist jedoch, daß die betreffende Duftkonzentration für Dingo nur sehr wenig unter der Riechschwelle liegt. Bedingt durch die natürlichen Schwankungen der Riechschwelle würde so das Versuchstier den gebotenen Duft manchmal gerade noch wahrgenommen haben.

Besprechung der Ergebnisse

Die Riechschwellenbereiche für Buttersäure, die durch die Stöber- und Fährtenversuche festgestellt wurden, bestätigen die Ansicht, daß die in der Gebrauchshundepraxis gezeigten Leistungen eine ausgeprägte Riechfähigkeit des Makrosmatikers Hund vermuten lassen. Bei einem Vergleich der in den Freilandversuchen ermittelten Ergebnisse mit der Riechschwelle des Menschen für Buttersäure, die von v. Skramlik (1948) mit $7 \cdot 10^9$ Molekülen pro cm^3 Luft angegeben wird, zeigt sich, daß der Hund noch Buttersäurekonzentrationen wahrnimmt, die um das 10 000- bis 1 000 000fache unter der spezifischen Reizschwelle des Menschen liegen.

In Laborversuchen, die mit einem nicht ganz reinrassigen Foxterrier, Schäferhunden, einem Rottweiler und einem Hovawart durchgeführt wurden, erhielt Neuhaus (1953, 1957) Schwellenwerte für Buttersäure, die um das 10- bis 100fache tiefer liegen als die in der vorliegenden Arbeit beschriebenen.

Abgesehen von der Möglichkeit, daß die vom Verfasser geprüften Hunde zufällig eine schlechtere Riechschärfe als die im Labor geprüften hatten, könnte noch folgende Überlegung von Bedeutung sein. Elektrophysiologische Untersuchungen ergaben, daß schon beim Einblasen reiner Luft in die Nase eines Kaninchens eine erhöhte Impulsfrequenz in den Mitralzellen des Bulbus olfactorius auftritt (Adrian 1953). Hieraus kann man schließen, daß die Summe der im Riechhirn des Hundes einlaufenden Informationen beim Ausarbeiten des Duftfadens einer Fährte weitaus höher sein dürfte. Je höher nun der „Störpegel“ des Bodengeruches ist, um so schwieriger wird das „Identifizieren“ der von einem schwachen Duftfaden stammenden Information sein. Dieser hohe Pegel an Störgerüchen, der bei allen Fährten- und Stöberversuchen vorlag, könnte eine Erklärung für die unterschiedlichen Ergebnisse der vom Verfasser durchgeführten Freiland- und der von Neuhaus vorgenommenen Laborversuche sein. Letztere wurden zwar in einem geschlossenen Raum mit allen seinen Nebengerüchen durchgeführt, hatten aber den Vorteil, daß die Duftquelle inmitten einer gesäuberten Glasplatte lag, so daß das Duftprüffeld frei von Stördüften war (Neuhaus 1953).

Einen Zusammenhang zwischen Riechschwellenhöhe und allgemeinem Geruchpegel hat Komuro (1922) beim Menschen experimentell nachgewiesen. Durch Riechschwellenbestimmungen in einer camera odore carens konnte aufgezeigt werden, daß die

hier erzielten Werte durchschnittlich um 25 % tiefer lagen als jene, die in einem normalen, als geruchlos geltenden Raum ermittelt wurden. Dieses Ergebnis stützt die obengenannte Vermutung, daß mit zunehmender Stärke des allgemeinen Geruchpegels eine Erhöhung der Riechschwelle eintritt. Unter Beachtung dieses Gesichtspunktes kann man die Riechschwellenwerte, die sich durch die Freilandversuche ergaben, den Laborergebnissen gleichstellen, durch die NEUHAUS (1953, 1956) beim Hund die bis jetzt beste Riechleistung eines landlebenden Wirbeltieres nachwies.

Morphologische und physiologische Grundlagen der hundlichen Riechleistung

Versucht man, die enormen Unterschiede in der Riechleistung von Mensch und Hund zu begründen, fällt zunächst das weitaus größere Riechepithel des Hundes auf. Es beträgt beim Schäferhund nach MÜLLER (1955) in beiden Nasenhälften 150 cm^2 und enthält $2 \cdot 10^8$ Sinneszellen. Demgegenüber findet man beim Menschen auf 5 cm^2 $2 \cdot 10^7$ Riechzellen (EHRENSVÄRD 1942[2]).

Durch mikroskopische Untersuchungen der Regio olfactoria verschiedener Species konnte festgestellt werden, daß von jeder Sinneszelle zur Epitheloberfläche ein relativ kurzer Dendrit emporragt, der einen kolbenförmigen Fortsatz, das Riechkölbchen, über die Epitheloberfläche vorschiebt (GASSER 1956; DE LORENZO 1960, 1963; ANDRES 1966; SEIFERT/ULE 1967 u. a.). Von den Seiten der Riechkölbchen entspringen Cilien, die sich in ein dickes Anfangsstück, ein Übergangsstück und ein dünnes Endstück gliedern (SEIFERT et al. 1970).

Es gilt als sicher, daß die Perzeption der Riechstoffe durch die Cilien erfolgt, wahrscheinlich durch deren dünne Endstücke. Unterstützt wird diese Annahme durch die Entdeckung der Cilienstruktur in zahlreichen anderen Rezeptoren (z. B. in der Retina, siehe DE ROBERTIS 1956; im Innenohr, siehe WERSÄLL 1956; in Chemorezeptoren von Planarien, siehe MACRAE 1967).

Durch die Cilienstruktur wird die perzipierende Oberfläche des Riechepithels um einen beträchtlichen Faktor vergrößert. Nach einem von SITTE (1964, 1967) entwickelten Meßverfahren ergibt sich für die dünnen Cilienendstücke von Hund, Katze und Kaninchen eine durchschnittliche Länge von 50 μ. Bei einem Durchmesser von etwa 0,08 μ (SEIFERT 1970) erhält man daraus für ein Cilienendstück eine Oberfläche von 12,6 μ^2.

SEIFERT (1970) fand beim Hund bis zu 30 Cilien pro Riechkölbchen. Bei Annahme eines durchschnittlichen Wertes von 20 Cilien ergibt sich eine Vergrößerung des von MÜLLER vermessenen Riechepithels des Hundes von 150 cm^2 auf rund 500 cm^2.

Nun zeigt das gesamte sensorische Areal keine gleich große Empfindlichkeit für alle Duftstoffe, da nicht alle Rezeptoren von einer gleichen Molekülart erregt werden. Vielmehr können die Duftmoleküle nur mit einer für jeden Duftstoff spezifischen Kombination von Akzeptortypen reagieren (ADRIAN 1951; HAINER et al. 1954; NEUHAUS 1955; KAFKA 1971), wobei Akzeptoren nach KAFKA (1971, S. 466) als „molekulare Strukturen und Funktionselemente zu definieren sind, die für die Aufnahme und Wandlung des Reizes . . . verantwortlich sind."

Für den Menschen wird eine begrenzte Anzahl von Geruchsklassen angenommen — HENNING (1924) nimmt 6 Klassen an, ZWAARDEMAAKER (1925) 9, CROCKER und HENDERSEN (1927) 4, AMOORE et al. (1964) 7. Dementsprechend ist eine begrenzte Anzahl von Akzeptortypen zu erwarten. Ähnliche Überlegungen dürften auch für den Säuger Hund zutreffend sein.

[2] Nach NEUHAUS (1957) dürfte die von EHRENSVÄRD geschätzte Riechzellenzahl allerdings weitaus niedriger liegen.

Entscheidend für die Wirksamkeit einer Duftstoffmenge ist nun die Anzahl von Akzeptoren eines bestimmten Typus (Kafka 1971), da bei einer hohen Anzahl von spezifischen Akzeptoren die Wahrscheinlichkeit größer ist, daß ein Duftmolekül „ins Ziel trifft" und eine Erregung auslöst. Die enorme Rezeptoroberfläche des Hundes von 500 cm^2 (s. o.) läßt also eine größere Sicherheit im Einfangen und Verwerten von Duftmolekülen, die auf das Riechepithel gelangen, vermuten.

Die dadurch bedingte relativ hohe Anzahl von erregten Sinneszellen ist sicherlich ein entscheidender Faktor für die Auslösung einer Geruchsempfindung. Diesen Schluß lassen histologische Untersuchungen am Bulbus olfactorius des Kaninchens (Allison/Warwick 1949) und der Ratte (Andres 1965) zu. Hierbei ergab sich z. B., daß 26000 Axone peripherer Nervenzellen zu einem Glomerulus im Bulbus des Kaninchens ziehen, wo sie u. a. Synapsen mit den Dendritenverzweigungen von 24 Mitralzellen, den zweiten Neuronen der Riechbahn, bilden. – Andres (1965) kommt auf Grund struktureller Unterschiede der Sinneszellaxone zu dem Schluß, daß einzelne Fasertypen Ausläufer von Riechzellen mit unterschiedlicher Geruchsempfindung sein könnten, wodurch sich bestätigen ließe, daß unterschiedliche Verteilungsmuster in den einzelnen Glomeruli vorliegen.

Um durch Darbietung eines Geruchsstoffes in weiterleitenden Mitralzellen ein Aktionspotential auszulösen, müssen Impulse von zahlreichen Rezeptoren in einem Glomerulus einlaufen. Es kommt also zu starker Konvergenz der Erregungen (Neuhaus 1955 u. a.).

Auf Grund vorstehender Überlegungen scheinen folgende Schlußfolgerungen möglich: 1. Eine Duftwahrnehmung tritt erstmals auf, wenn dem Riechhirn Impulse von einer bestimmten Anzahl von Mitralzellen zugeleitet werden. 2. Bei welcher Duftkonzentration Aktionspotentiale in den Mitralzellen auftreten, hängt von der Anzahl gleicher Axontypen in einem Glomerulus ab (Andres 1965). Da angenommen werden muß, daß von einer geringen Duftmenge immer nur ein gewisser Prozentsatz spezifischer Rezeptoren erregt wird, wird bei einem hohen Anteil gleicher Fasertypen in einem Glomerulus die Erregungsschwelle der Mitralzellen früher erreicht als bei einem geringen Anteil gleicher Fasertypen. 3. Der Prozentsatz der erregten Rezeptoren ist abhängig von der Anzahl der spezifischen Akzeptoren, worüber die Größe der Rezeptoroberfläche (des sensorischen Areals) eine gewisse Aussage zuläßt.

Zusammenfassung

1. Es wird eine Methode zur Bestimmung der Riechschwelle bei Hunden in Freilandversuchen beschrieben.
2. Zur quantitativen Bestimmung der Duftmoleküle, die bei verschieden konzentrierten Duftstofflösungen von den Duftquellen verdampfen, wird eine Eichkurve erstellt.
3. Zwei Vorrichtungen zum Legen von Kunstfährten werden beschrieben.
4. In Probeversuchen werden Hunde ausgewählt, die auf den gebotenen Duftstoff Buttersäure ansprechen.
5. Die Versuche zur Riechschwellenbestimmung ergeben für vier Hunde Werte, die zwischen $2 \cdot 10^6$ und $5 \cdot 10^3$ Molekülen Buttersäure pro cm^3 Luft liegen.
6. Es wird die Bedeutung des Riechsinnes für den Hund diskutiert.

Summary

Field trials with dogs to find out the olfactory threshold for butyric acid

1. A method is described for testing the olfactory threshold of dogs in field trials.
2. A curve is made, showing the evaporation rates of butyric acid in correlation to the concentration of this odorant in the used solutions.
3. Two apparatus for making imitated tracks are described.
4. Dogs are chosen accepting the offered odorant.

5. The results of the experiments with four dogs show that their olfactory thresholds are about $2 \cdot 10^6$ and $5 \cdot 10^3$ molecules of butyric acid in 1 cm^3 of air.
6. It is discussed the importance of the sense of smell for the dog.

Danksagung

Für die Hilfe beim Entwurf und Anfertigen der Geräte danke ich Herrn P. Renwrantz, Herrn Krause und Herrn Thomsen. Für die Unterstützung bei der Durchführung der Versuche danke ich Fräulein H. Viel, den Hundeführern der Hamburger Polizei und besonders Herrn Polizeihauptmeister Möller, dem Leiter der Polizeihundschule Hamburg-Borstel.

Literatur

Adrian, E. D. (1951): Olfactory discrimination. Ann. Psychol. **50**, 107—113.
— (1953): The mechanism of olfactory stimulation in the mammal. Advmt. Sci., London **9**, 417—420.
Allen, F. A. (1937): Olfactory and trigeminal conditioned reflexes in dogs. Am. J. Physiol. **118**, 532—539.
Allison, A. C.; Warwick, R. T. T. (1949): Quantitative observations on the olfactory system of the rabbit. Brain **72**, 186—197.
Amoore, J. E.; Johnston jr., J. W.; Rubin, M. (1964): Die stereochemische Theorie des Geruchs. Umschau **64**, 600—604.
Andres, K. H. (1965): Der Feinbau des Bulbus Olfactorius der Ratte unter besonderer Berücksichtigung der synaptischen Verbindungen. Z. Zellforsch. mikrosk. Anat. **65**, 530—561.
— (1966): Der Feinbau der Regio olfactoria. Z. Zellforsch. mikrosk. Anat. **69**, 140 ff.
Ashton, E H.; Eayrs, J. T.; Moulton, D. G. (1957): Olfactory acuity in the dog. Nature **179**, 1069—1070.
Becker, R. F.; Markee, J. E; King, J. E. (1957): Studies on olfactory acuity in dogs. I. Discriminatory behavior in problem box situations. Brit. J. Anim. Behav. **5**, 94—103.
Biedermann, W. (1930): Vergleichende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere. Ergebn. Biol. **6**, 426—558.
Bretting, H. (1972): Die Bestimmung der Riechschwelle bei Igeln *(Erinaceus europaeus* L.) für einige Fettsäuren. Z. Säugetierkunde **37**, 286—311.
Buytendijk, F. J. J. (1921): L'odorat du chien. Archs. néerl. Physiol. **5**, 434—457.
Crocker, E. C.; Henderson, L. F. (1927): Analysis and classification of odors. Amer. Perfumer ess. Oil Rev. **22**, 325—356.
Davies, J .T.; Taylor, F. H. (1959): The role of adsorption and molecular morphology in olfaction: The calculation of olfactory thresholds. Biol. Bull. 117, 222—238.
Ehrensvärd, G. (1942): Über die Primärvorgänge bei Chemozeptorenbeeinflussung. Acta physiol. scand. **3**, 1—151.
Gasser, H. S. (1956): Olfactory nerve fibers. J. gen. Physiol. **39**, 473—496.
Goldenberg, D. M. (1967): Geruchswahrnehmung und Schwellen von Duftgemischen beim Menschen. Hals-Nasen-Ohrenheilkunde. H. 19.
Hainer, R. M.; Emslie, A. G.; Jacobson, A. (1954): An information theory of olfaction. Ann. N. Y. Acad. Sci. **58**, 158—174.
Hansmann, J. (1929): Die Physiologie des Riechens in ihrer Bedeutung für die Nasenarbeit des Hundes. Ztg. Ver. dtsch. Schäferhunde **28**, 736—741.
— (1931): Unter welchen Gesichtspunkten erfolgt die praktische Verwendung des Polizeifährtenhundes? Z. Hundeforsch. **1**, 14—30.
Heitzenroeder, C. (1913): Über das Verhalten des Hundes gegen einige Riechstoffe. Z. Biol. **62**, 491—507.
Henning, H. (1924): Der Geruch. Leipzig: Barth. 2. Aufl.
Hofmann, F. B.; Kohlrausch, A. (1925): Bestimmung von Geruchsschwellen. Biochem. Z. **156**, 287—294.
Kafka, W. A. (1971): Molekül und Riechzelle. Umschau 71, 464—468.
Keller, H. (1936): Zur Entwicklung und zum gegenwärtigen Stand der Tierpsychologie. Z. Tierzücht. ZüchtBiol. **36**, 1—12.
Komuro, K. (1922): Le minimum perceptible de l'odorat dans une enceinte absolument inodore. Archs. néerl. Physiol. **6**, 20 ff.
De Lorenzo, A. J. (1960): Electron microscopy of the olfactory and gustatory pathways. Ann. Otol. (St. Louis) **69**, 410—419.
MacRae, E. K. (1967): The fine structure of sensory receptor processes in the auricular epithelium of the planarian, *Dugesia tigrina*. Z. Zellforsch. mikrosk. Anat. **82**, 479—494.

Menzel, R. u. R. (1928): Das Problem der Verwendung des Hundes als „Feinriecher". Dtsch. Polizeihund 28, 387—395.
— (1928): Das „Mikrolfak" Hund und seine Leistungsfähigkeit. Ztg. Ver. dtsch. Schäferhunde 27, 155—161.
— (1929): Die Bedeutung der Gesetze über Schwellenwert und Reizsummation bei der Spürarbeit des Hundes. J. Psychol. Neurol. 38, 258—264.
— (1929): Beobachtungen über das Abstraktionsvermögen des Hundes. Arch. ges. Psychol. **71**, 339—350.
— (1932): Tierpsychologische Voraussetzungen für die Nasenarbeit des Hundes. Z. Hundeforsch. 2, 17—28.
Morimura, S. (1934): Untersuchungen über den Geruchssinn. Tohoku J. exp. Med. 22, 417 bis 448.
Most, K. (1926): Neue Versuche betreffend Spürfähigkeit. Hund **18**, 601—605, Hund 20, 676—678, Hund 22, 741—744.
— (1928): Das Problem der Spurenreinheit auf der menschlichen Spur im Lichte der zumal mit der Fährtenbahn erzielten Versuchsergebnisse. Hund 2, 31—35.
Most, K.; Brückner, G. H. (1936): Über Voraussetzungen und den derzeitigen Stand der Nasenleistungen von Hunden. Z. Hundeforsch. N. F. 1, 9—30.
Moulton, D. G.; Ashton, E. H.; Eayrs, J. T. (1960): Studies in olfactory acuity. IV. Relative detectability of n-aliphatic acids by the dog. Anim. Behav. **8**, 117—128.
Müller, A. (1955): Quantitative Untersuchungen am Riechepithel des Hundes. Z. Zellforsch. mikrosk. Anat. **41**, 335—350.
Myznikov, N. M. (1958): Cuvstviteljnosti obonjateljnogo analizatora sluzebnjich sobak i methody ee povysenija.-Zhurn. Vyss. Deiat. Pavlova **8**, 744—750.
— (1958): English version in Pavlov. J. Higher Nerv. Activity **8**, 691—696.
Neuhaus, W. (1953): Über die Riechschärfe des Hundes für Fettsäuren. Z. vergl. Physiol. **35**, 527—532.
— (1954): Die Riechfähigkeit bei Mensch und Tier. Umschau **54**, 84—86.
— (1954): Die Riechschwellen des Hundes für Jonon und Äthylmercaptan und ihr Verhältnis zu anderen Riechschwellen bei Mensch und Hund. Z. Naturforsch. **9**, 560—567.
— (1955): Die Unterscheidung von Duftquantitäten bei Mensch und Hund nach Versuchen mit Buttersäure. Z. vergl. Physiol. **37**, 234—252.
— (1955): Die Riechschwelle von Mischdüften und die Spezifität der Riechrezeptoren beim Hund. Verhandl. dt. zool. Ges. Erlangen, 66—71.
— (1956): Die Riechschwelle von Duftgemischen beim Hund und ihr Verhältnis zu den Schwellen unvermischter Duftstoffe. Z. vergl. Physiol. **38**, 238—258.
— (1956): Die Unterscheidungsfähigkeit des Hundes für Duftgemische. Z. vergl. Physiol. **39**, 25—43.
— (1957): Wahrnehmungsschwelle und Erkennungsschwelle beim Riechen des Hundes im Vergleich zu den Riechwahrnehmungen des Menschen. Z. vergl. Physiol. **39**, 624—633.
— (1957): Unterschiede in der Riechschärfe bei Hunden. Z. vergl. Physiol. **40**, 65—72.
— (1957): Über das Verhältnis der Riechschärfe zur Zahl der Riechrezeptoren. Verhandl. dt. zool. Ges. Graz, 385—392.
— (1957): Ist der Eigengeruch des Menschen für den fährtenspürenden Hund maßgebend? SV - Ztg. **51**, 171—175.
— (1958): Die Veränderung der Riechschärfe des Hundes durch orale Duftstoffgaben. Z. vergl. Physiol. **41**, 221—241.
— (1965): Zur Frage der Osmotropotaxis, besonders bei der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. **49**, 475—484.
Niccolini, P. (1954): Lo stimolo olfattorio e la sua recezione. Arch. ital. Sci. farmacol. **4**, 109—172.
Passy, M. J. (1892): Note sur les minimums perceptibles de quelques odeurs. C. r. Soc. Biol. **4**, 84—88.
— (1892): Sur la perception des odeurs. C. r. Soc. Biol. **4**, 239—243.
— (1892): L'odeur dans la série des alcools. C. r. Soc. Biol. **4**, 447—449.
— (1892): L'odeur dans la série grasse. C. r. Soc. Biol. **4**, 479—481.
— (1892): Sur l'analyse d'une odeur complexe. C. r. Soc. Biol. **4**, 854.
Pätau, K. (1942): Eine neue χ^2-Tafel. Z. Vererb.Lehre **80**, 558—564.
De Robertis, E. (1956): Electron microscope observations on the submicroscopic organization on the retinal rods. J. biophys. biochem. Cytol. **2**, 319—338.
Romanes, G. J. (1887): Experiments on the sense of smell in dogs. Nature **36**, 273—274
Rothman, S.; Smiljanic, A. M.; Shapiro, A. L. (1945): Fungistatic action of hair fat on Microsporon audouini. Proc. Soc. Exp. Biol. Med. **60**, 394—395.
Sachs, L. (1969): Statistische Auswertungsmethoden. Springer-Verlag Heidelberg.

Schmid, B. (1935): Über die Ermittlung des menschlichen und tierischen Individualgeruches durch den Hund. Z. vergl. Physiol. **22**, 524—538.
Schmidt, F. (1910): Verbrecherspur und Polizeihund. Praktische Versuche, Beobachtungen und Winke für Polizeihundmänner und Behörden. Augsburg: Selbstverlag des Vereins für deutsche Schäferhunde.
Seffrin, L. (1915): Über die kleinsten noch wahrnehmbaren Geruchsmengen einiger Riechstoffe beim Hund. Z. Biol. **65**, 493—512.
Seifert, K. (1970): Normale und Pathologische Anatomie (Die Ultrastruktur des Riechepithels beim Makrosmatiker). Georg Thieme Verlag Stuttgart H. **21**.
Seifert, K.; Ule, G. (1967): Die Ultrastruktur der Riechschleimhaut der Maus. Z. Zellforsch. mikrosk. Anat. **76**, 147—169.
Sitte, H. (1964): Volumen- und Flächenbestimmung nach Schnitt- und Abdruckbildern. In: Grundlagen und Methoden der Elektronenmikroskopie, Technische Akademie Eßlingen.
— (1967): Morphometrische Untersuchungen an Zellen. In: Quantitative Methoden in der Morphologie. — Springer-Verlag, Berlin.
Skramlik, E. von (1948): Über die zur minimalen Erregung des menschlichen Geruchs- bzw. Geschmackssinnes notwendigen Molekülmengen. Arch. ges. Physiol. **249**, 702—716.
Teichmann, H. (1959): Über die Leistung des Geruchssinnes beim Aal *(Anguilla anguilla)*. Z. vergl. Physiol. **42**, 206—254.
Wersäll, J. (1956): Studies on the structure and innervation of the sensory epithelium of the cristae ampullares in the guinea pig. Acta Oto-Laryng. **126**.
Zwaardemaaker, H. (1925): L'odorat. Paris: Doin.

Anschrift des Verfassers: Dr. Lothar Renwrantz, Zoologisches Institut und Museum der Universität, 2 Hamburg 13, Papendamm 3

BEKANNTMACHUNG

International Theriological Congress

The First International Theriological Congress will be held in Moscow (USSR) on June 6–12, 1974.

The Congress will cover the main problems in the following fields of modern theriology:
1. Phylogeny, systematics, zoogeography, palaeotheriology
2. Morphology
3. Ecology
4. Ethology
5. Damage caused by mammals and its control
6. Utilization and conservation of mammals

The Programme will include plenary meetings, sectional meetings and specialized symposia. The symposia may work simultaneously with the sections. The preparation and holding of the symposia is effected by their convenors in coordination with the Organizing Committee. Suggestions on the themes of the symposia can be forwarded to the Organizing Committee.

The official languages of the Congress are English, Russian and French. At some of the meetings simultaneous translation will not be provided.

Abstracts of the papers are to be published at the beginning of the Congress.

The registration fees are as follows:

Congress members — 40 roubles
Accompanying persons — 20 roubles